国家十五规划重点图书

喀斯特森林生态研究

(Ⅲ)

KASITESENLIN
SHENGTAIYANJIU

朱守谦 主编

贵州科技出版社



KASITESENLIN
SHENGTAIYANJIU
(III)

责任编辑：丁 聪 /封面设计：石俊生 /技术设计：夏顺利









ISBN7-80662-235-7
S·041 定价：55.00元

喀斯特森林生态研究(Ⅲ)

ECOLOGICAL RESEARCH ON KARST FOREST(Ⅲ)

朱守谦 主编

贵 州 科 技 出 版 社

·贵 阳·

图书在版编目(CIP)数据

喀斯特森林生态研究/朱守谦主编,一贵阳:贵州科技出版社,2002.12

国家十五规划重点图书

ISBN 7-80662-235-7

Ⅰ.喀... Ⅱ.朱... Ⅲ.喀斯特地区-森林-生态系-研究 Ⅳ.S718.55

中国版本图书馆CIP数据核字(2002)第104307号

贵州科技出版社出版发行

(贵阳市中华北路289号　邮政编码550004)

出版人:丁　聪

贵州兴隆印务有限责任公司承印　贵州省新华书店经销

787mm×1092mm　16开本　27印张　656千字

2003年2月第1版　2003年2月第1次印刷

印数1—1000册　定价:55.00元

前　　言

喀斯特森林生态研究的目标是揭示分布、类型、结构、功能、生产力、动态等生态学规律，利用这些规律为喀斯特区生态环境建设、植被恢复、生物生产力提高、森林资源可持续利用、自然保护等提供服务。

鉴于我国南方喀斯特区生境严酷，人地矛盾尖锐，生态环境脆弱性加深，经济发展滞后，人民生活贫困，西部大开发，生态环境建设是基础和切入点，喀斯特区面临挑战和机遇，喀斯特生态研究，除生态学研究的共同意义外，更迫切地、突出地要求为生态环境建设和农民脱贫致富服务。

1997年《喀斯特森林生态研究Ⅱ》出版后，我们又相继完成了"乌江流域岩溶石质山地人工造林与植被恢复"、"退化喀斯特森林自然恢复的生态学过程"、"岩溶半石山地次生林形成的生态学过程"等国家科技攻关、国家自然科学基金和贵州省自然科学基金课题。并开始执行贵州省省长基金项目"退化喀斯特森林恢复与重建技术研究"、贵州省自然科学基金课题"喀斯特森林树种无性系种群生态研究"、"喀斯特地区石漠化的形成过程和机理"和"十五"国家科技攻关计划重大项目"中国西部重点脆弱生态区综合治理技术与示范"中"喀斯特(岩溶)高原生态综合治理技术与示范"等课题的研究。在已完成的课题研究中，除提出了喀斯特区人工造林、植被自然恢复的配套技术，并已在生产实践中推广应用外，对生态学的前沿及热点，如恢复生态、无性系种群生态、土壤种子库、化感作用等进行了探索和研究。特别是分别在原生性喀斯特森林区(茂兰)和次生林区(黔中)对退化喀斯特森林自然恢复的生态学过程进行了较全面的研究，提出了一些新观点、新方法，如自然恢复过程是各适应等级种组的有序更替的观点，恢复对策变化是由早期更新对策向中期结构调整对策至后期结构功能协调完善对策更替的观点和更新对策以幼苗库为主，早期阶段对幼苗库的贡献以无性繁殖苗为主，后期以有性繁殖苗为主等观点，自然恢复演替系列构建方法，自然恢复潜力度、程度、速度的评价方法等，无疑对丰富喀斯特森林生态学内容、促进学科发展是有积极意义的。

本书主要搜集了最近五年已完成的课题所撰写的研究论文和报告，其中少量在学术刊物上已发表或在各类学术研讨会上交流过，也包括少量自选课题的论文。主要内容有：喀斯特森林生态研究展望、喀斯特生态环境研究、种群和群落生态研究、恢复生态研究、土壤种子库和化感作用研究及应用生态和实用技术研究等方面。所有研究都是前述课题经费资助的。论文作者大都是上述课题的研究人员。

十多年来，以研究课题为纽带，形成了一个相对稳定的研究集体，其成员大都是我的学生，是全体成员的通力合作、共同努力、艰苦奋斗才完成了研究。所以，本书是集体劳动的成果。

在完成研究课题的同时，一批博士、硕士高学历人才脱颖而出，成为喀斯特生态研究的新生力量和主力军，他们已具有承担大型综合研究课题的能力，取得了完成研究任务和人才培养的双丰收。我作为这个研究集体的学术带头人，和大家一样为此而感到兴奋和喜悦。

我更高兴地看到，贵州大学喀斯特生态环境研究中心的成立，是新形势下社会经济发展和生态环境建设需要的产物。希望以其为核心，吸引更多的学科、更多的研究人员进行多学科、跨学科的综合研究；掌握学科发展动态、趋势，瞄准学科前沿，结合社会经济发展需求和自身条件，在已有研究基础上制订规划，开展更全面、更系统的研究；坚持正确的学术方向，保持优良的学术传统和作风，进行更多的、更广泛的国内、国际学术交流；与各级政府行政管理部门和生产单位保持更密切的联系，促进研究成果的转化，发挥科学技术的第一生产力作用。无疑这对提高科学研究水平，促进喀斯特区的可持续发展是非常有益的。

我们的研究一直受到贵州省林业厅、茂兰国家级自然保护区管理局、贵州大学等单位和领导的支持。本书的出版得到贵州科技出版社丁聪社长的关怀和帮助，得到贵州省新闻出版局出版基金的资助。张锦林厅长、张礼安副厅长、官国倍总工程师都给予了热情的关怀和帮助。贵州大学谢双喜教授对全部英文摘要和译稿进行了校核，在此一并致谢。

本着学术争鸣和文责自负的精神，欢迎和恳请同行学者和广大读者提出批评建议。

贵州大学林学院

朱守谦

2002年7月

Preface

The objects of Karst forest ecological study are to uncover the ecological laws about distribution, type, structure, function, productivity and dynamics etc, and use these laws to serve the ecological environment construction, vegetation restoration, bio-productivity increase, forest resource sustainable utilization, and nature conservation.

For the problems of severe habitat, intensive contradictory between human and land, deeply fragile ecological environment, delayed economical development, poor living condition in south China Karst regions, the West exploitation and ecological environment construction are basis and entering point, and then Karst regions face the challenge and opportunity. Karst ecological study, besides the common meaning of ecology study, its important and urgent demand is to serve the ecological environment construction and help the poor farmer to be rich.

After *the ecological research on Karst forest* II was published in 1997, we have successively finished a series of State scientific and research program, State and Provincial nature science funds such as the afforestation and vegetation restoration to Karst stony hills in Wujiang river, the ecological process of nature restoration of degraded Karst forest and the ecological process of secondary forest formation in Karst stony hills. Meanwhile we begin to implement the fund program of governor of Guizhou Province—the study of forest restoration and reconstruction to degraded Karst forest, Guizhou provincial nature science fund program—the ecological study of clonal populations of karst forest species and the process and mechanism of rocky desertification formation in Karst region, and the key State scientific and research program—the technique and demonstration of comprehensive ecological treatment to Karst plateau region. Among these finished programs, besides the systematic technique of forestation and vegetation restoration that was used in practice, some hot-points of ecology such as restoration ecology, clonal population ecology, seed bank in soil and allelopathy has been studied. Especially the ecological process of both primary Karst forest and secondary degraded forest nature restoration has been studied, and some new views and methods were advanced, such as the view that nature restoration process was an orderly succession of each adaptive species group, the view that restoration strategy change was early regeneration to structure regulation in middle period and finally to structure and function coordination strategy in late period, and the view that regeneration strategy mainly happened in seedling bank mainly consisting of clonal propagation at early stage and sexual propagation at late stage, the construction method of nature succession sere and the evaluation method of nature restoration potential degree and speed etc. All these views and methods are undoubted to have a positive sig-

nificance on enriching the contents of ecology and promoting the development of ecology.

This book mainly collected the research papers and reports from the above programs in recent 5 years, among them a few papers were published in other journals or exchanged in symposiums, also including several papers from the self selected program. The main contents of this book are as following: prospect on Karst forest ecological study, research on Karst ecological environment, research on population and community ecology, research on restoration ecology, research on soil seed bank and allelopathy, applied ecology and practical technique. The programs mentioned above subsidized all studies and most authors were members of the programs.

From the 10 years, a stable research group has been formed through the programs and most members are my students. It is the common cooperation and hard work from the all members that the research could be finished; therefore, this book is a result of common work. During the period of implementing the programs, a body of doctors and masters showed their talents and became the main force in Karst ecology study, and they possessed the ability to take the big and comprehensive research. So these programs have the harvest of both tasks finished and talents trained. As an academic leader of this research group, I am very happy and enjoys with our colleagues.

I am very happy to see that the research center of Karst ecological environment of Guizhou University is now being established; it is a result of social economic development and ecological environment construction demands. I wish that the center attracted more talents from the other disciplines to carry out a multi-disciplinary research, by grasping the science development trend and dynamics, combining the demands of social and economic development with the center conditions, and working out the plan to carry out the overall and systematic research based on the former studies; holding the correct academic direction and keeping the good academic tradition and style to make more domestic and international exchange; contacting closely with the administration and productive units to promote the transfer of research results and to play the role of scientific technique as the first productivity. No doubt, all these are very profitable to improve the scientific research level and promote the sustainable development of Karst region.

Guizhou Provincial Forestry Department, Maolan National Nature Reserve and Guizhou University and their directors were continuously supporting our studies. For publishing the book, Mrs. Ding Cong, the director of Guizhou Publishing House of Science and Technique, Mr. Zhang Jinlin, Mr. Zhang Lian and Mr. Guan Guobei from Guizhou Provincial Forestry Department gave the care and help, and this book were also subsidized by the publishing funds from Press and Publication Administration of Guizhou province. Mr. Xie Shuangxi proofread and corrected the English abstracts. So I would like to thanks all the persons who have helped me with the project.

Zhu Shouqian
Professor of Forestry Faculty of Guizhou University
July 2002.

内 容 提 要

本书是喀斯特森林生态研究的第三本论文集。主要搜集了最近五年完成的国家科技攻关、国家自然科学基金和贵州省自然科学基金等课题的有关研究论文和报告。主要内容有:喀斯特森林生态研究展望,喀斯特生态环境,种群和群落生态,恢复生态,土壤种子库,化感作用研究及应用生态和实用技术研究等。全书内容丰富,理论联系实际,适合从事林学、生态学、喀斯特学、自然保护等领域的有关科研人员、大专院校师生、政府管理人员及企事业单位相关人员阅读参考。

目　录

总　论

喀斯特森林生态研究框架 …………………………………………………… 朱守谦　喻理飞(3)
贵州喀斯特区植被恢复的理论和实践 ………………………… 朱守谦　祝小科　喻理飞(11)

生境特征

乌江流域岩溶山地地质地貌及土壤特征研究 ……………………… 高华端　朱守谦(20)
乌江流域喀斯特石质山地水分特征研究
………………………………………… 朱守谦　韦小丽　祝小科　何纪星　安黔宁(30)
茂兰喀斯特森林小生境特征研究
………………………………………… 朱守谦　何纪星　魏鲁明　张从贵　陈正仁(38)
乌江流域岩溶山地立地因子分析 ………………………………………… 高华端　朱守谦(49)

种群生态和群落生态

月月青在喀斯特森林中的作用和地位 ………………………… 赵云龙　朱守谦　祝小科(62)
月月青生物量构成研究 ………………………………… 朱守谦　祝小科　司　健　赵云龙(74)
月月青种群生态学研究——萌枝种群的形成和扩展 …… 赵云龙　朱守谦　祝小科(80)
月月青种群生态学研究——种群的数量特征、年龄结构和分布格局
…………………………………………………………………………… 赵云龙　朱守谦(92)
喀斯特石质山地月月青无性生殖生态研究——根系形态、生物量分配特征
…………………………………………………………………………… 祝小科　朱守谦(105)
木兰科树种光合特性初步研究 ………………… 何纪星　张　萍　朱守谦　赵执夫(109)
贵州喀斯特台原亮叶水青冈林种——多度结构研究 …… 喻理飞　朱守谦　魏鲁明(116)
贵州柏箐喀斯特台原常绿落叶阔叶林物种多样性研究 ……………………… 喻理飞(124)
贵州柏箐喀斯特台原区珙桐群落特征研究 …………………………………… 喻理飞(129)
茂兰喀斯特森林水文效应初步研究
……………………………………… 冉景丞　何师意　曹建华　熊志斌　陈会明(135)
亚热带喀斯特森林土壤 CO_2 浓度与排放量动态初步研究

…… 冉景丞　何师意　曹建华　陈会明　熊志斌　韦玉菊　谭成江　余登利(141)
喀斯特森林树种营养成分分析初报 …… 朱　军(149)
喀斯特森林常见树种热值测定分析初报 …… 朱守谦　何纪星　陈　普(155)
荔波县白颈长尾雉种群数量及生境初步研究
…… 熊志斌　李筑眉　陈正仁　冉景丞　梁伟　谭成江(159)
贵州茂兰国家级自然保护区蜘蛛名录 …… 陈会明(164)

恢复生态

退化喀斯特森林自然恢复的过程和格局 …… 朱守谦　陈正仁　魏鲁明(172)
退化喀斯特群落自然恢复过程研究——自然恢复演替系列
…… 喻理飞　朱守谦　魏鲁明　陈正仁　熊志斌(180)
退化喀斯特森林适应等级种组划分研究
…… 喻理飞　朱守谦　叶镜中　魏鲁明　陈正仁(189)
退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究
…… 喻理飞　朱守谦　叶镜中　魏鲁明　陈正仁(197)
人为干扰与喀斯特森林群落退化及评价研究
…… 喻理飞　朱守谦　叶镜中　魏鲁明　陈正仁(205)
喀斯特森林不同种组的耐旱适应性 …… 喻理飞　朱守谦　叶镜中(212)
退化喀斯特森林自然恢复评价研究
…… 喻理飞　朱守谦　叶镜中　魏鲁明　陈正仁(218)
黔中退化喀斯特群落自然恢复生态学过程研究——退化群落的数量分类
…… 李援越　朱守谦　祝小科(227)
黔中退化喀斯特群落自然恢复生态学过程研究——自然恢复演替系列构建
…… 李援越　祝小科　朱守谦(233)
黔中退化喀斯特群落自然恢复生态学过程研究——群落组成、结构、生物量动态
…… 李援越　祝小科　朱守谦(238)
黔中退化喀斯特群落自然恢复生态学过程研究——环境动态特征
…… 李援越　祝小科　朱守谦(248)

土壤种子库和化感作用

贵州修文喀斯特森林土壤种子库研究 …… 龙翠玲　朱守谦　祝小科(254)
贵州茂兰喀斯特森林土壤种子库研究 …… 龙翠玲　朱守谦　喻理飞(265)
喀斯特森林土壤种子库结构的数量分析 …… 龙翠玲　朱守谦(276)
喀斯特森林种子雨的时间变化动态 …… 龙翠玲　朱守谦　祝小科(285)
喀斯特森林土壤种子库种子命运初探 …… 龙翠玲　朱守谦(291)

贵州悬竹化感作用初步研究 …………………………………… 何纪星　朱守谦(295)
月月青化感作用初步研究 …………………………………… 何纪星　朱守谦(300)
喀斯特森林树种化感作用实验研究结果统计分析 ……… 张　萍　何纪星　朱守谦(305)
喀斯特森林树种化感作用研究——供体化感作用和受体响应的多变性
…………………………………………………………… 张　萍　何纪星　朱守谦(312)
喀斯特森林树种化感作用研究——月月青、白茅叶水浸液对女贞、喜树幼苗生长的影响
…………………………………………………………… 张　萍　何纪星　朱守谦(322)

应用生态和实用技术

乌江流域喀斯特区造林困难程度评价及分区 …………… 朱守谦　何纪星　祝小科(328)
乌江流域岩溶山地造林困难地段立地分类与评价研究 …………… 高华端　朱守谦(337)
乌江流域喀斯特石质山地人工造林技术试验研究
……………… 祝小科　朱守谦　刘济明　喻理飞　廖月清　安黔宁　范玉蓉(351)
利用自然力营造针阔混交林的初步研究 ………………………… 祝小科　朱守谦(361)
乌江流域喀斯特石质山地人工造林配套技术 ………………… 祝小科　朱守谦(367)
乌江流域喀斯特石质山地植被自然恢复配套技术 ……… 祝小科　朱守谦　刘济明(374)
瑶族传统文化与生物多样性保护 ……………………………… 陈正仁　余登利(384)
茂兰布依族传统食用植物的民族植物学研究
…………………………………… 陈正仁　蒋忠诚　余登利　陈会明　玉　屏(389)
茂兰保护区喀斯特森林生态旅游的探索与实践 ……………………………… 魏鲁明(396)
参考文献 …………………………………………………………………………… (403)

CONTENTS

The research framework of Karst forest ecology .... Zhu Shouqian and Yu Lifei(10)

The theory and practice of vegetational restoration in Karst region of Guizhou .... Zhu Shouqian, Zhu Xiaoke and Yu Lifei(17)

Habitat Characters

Study on the geologic, geomorphic and soil's characteristics of Karst mountains in Wujiang River Watershed .... Gao Huaduan and Zhu Shouqian(29)

A study on water characters to Karst rocky hills in Wujiang River Watershed .... Zhu Shouqian, Wei Xiaoli, Zhu Xiaoke, He Jixing and An Qiannin(37)

A study on microhabitats to Karst forest in Maolan .... Zhu Shouqian, He Jixing, Wei Luming, Zhang Conggui and Chen Zhegnren(48)

Analysis of Karst mountain site factors in Wujiang River Watershed .... Gao Huaduan and Zhu Shouqian(59)

Population Ecology and Community Ecology

The role and position of *Itea ilicifolia* in Karst forests .... Zhao Yunlong, Zhu Shouqian and Zhu Xiaoke(73)

A study of biomass construction of *Itea ilicifolia* .... Zhu Shouqian, Zhu Xiaoke, Si Jian and Zhao Yunlong(79)

Studies on the population ecology of *Itea ilicifolia*—Forming and extending process of spouting population .... Zhao Yunlong, Zhu Shouqian and Zhu Xiaoke(91)

Studies on the population ecology of *Itea ilicifolia*—The quantitative characteristics, the age structure and the distribution pattern of population .... Zhao Yunlong and Zhu Shouqian(104)

Study on asexual reproduction ecology of *Itea ilicifolia* in Karst stone mountain —Root morphology and biomass allocation .... Zhu Xiaoke and Zhu Shouqian(108)

A preliminary study on photosynthetic characters of magnolia species .... He Jixing, Zhang Ping, Zhu Shouqian and Zhao Zhifu(115)

A preliminary study on the species-abundance structure of *Fagus lucida* forest in

Karst platform area in Guizhou province
…………………………………………… Yu Lifei, Zhu Shouqian and Wei Luming(123)
Study on diversity of evergreen and deciduous broadleaf forest in Baiqing Karst
platform area in Guizhou province …………………………………………… Yu lifei (128)
Study on characteristic *Davidia involucrata* community in Baiqing Karst platform
area in Guizhou province ………………………………………………… Yu Lifei(134)
Study on hydrological benefit of Karst forest in Maolan
…………… Ran Jingcheng, He Shiyi, Cao Jianhua, Xiong Zhibin and Chen Huiming(140)
Preliminary study on the dynamics of CO_2 consistence and transfer in subtropical
Karst forest soil ……………………………Ran Jingchen, He Shiyi, Cao Jianhua,
Chen Huiming , Xiong Zhibing , Wei Yuju , Tan Chengjiang and Yu Denli (148)
A preliminary report on nutrient of Karst forest tree species ………………………… Zhu Ju(154)
A preliminary report on calorific values measurement of common species under Karst
forest …………………………………………… Zhu Shouqian, He Jixing and Chen Pu(158)
Investigation of *Elliot's pheasant* population and its habitat in Libo…… Xiong Zhibin,
Li Zhumei, Cheng Zhengren, Ran Jingcheng, Liang Wei and Tan Chengjiang (163)
A list of the spiders of Maolan Nature Reserve ……………………………… Chen Huiming(169)

Restoration Ecology

The process and pattern of natural restoration in degraded Karst forest
……………………………………… Zhu Shouqian, Chen Zhengren and Wei Luming(179)
Study on the natural restoration process of degraded Karst communities—Successional sere.
…………… Yu Lifei, Zhu Shouqian, Wei Luming, Chen Zhengren and Xiong Zhibin(187)
Study on the division of adapt grade species groups for degraded Karst forest
………………… Yu Lifei, Zhu Shouqian, Ye Jinzhong, Wei Luming, Chen Zhengren(196)
Dynamics of a degraded Karst forest in the process of natural restoration
…………… Yu Lifei, Zhu Shouqian, Ye Jingzhong, Wei Luming and Chen Zhengren(203)
Study on evaluation and degrade of Karst forest community with human disturbance
…………… Yu Lifei, Zhu Shouqian, Ye Jingzhong, Wei Luming and Chen Zhengren(211)
The adaptability of drought-tolerance for different species group in Karst forest
…………………………………………… Yu Lifei, Zhu Shouqian and Ye Jingzhong(217)
A study on evaluation of natural restoration for degraded Karst forest
…………… Yu Lifei, Zhu Shouqian, Ye Jingzhong, Wei Luming and Chen Zhengren(226)
A study on ecological process of degraded Karst community natural restoration in
central Guizhou—Number classification of degraded Karst forests
……………………………………… Li Yuanyue, Zhu Shouqian and Zhu Xiaoke(232)

A study on ecological process of degraded Karst community natural restoration in central Guizhou—Construction of natural restoration successional sere ………… Li Yuanyue, Zhu Xiaoke and Zhu Shouqian(237)
A study on ecological process of degraded Karst community natural restoration in central Guizhou—The dynamics on compose, structure and biomass of community ………… Li Yuanyue, Zhu Xiaoke and Zhu Shouqian(247)
A study on ecological process of degraded Karst community natural restoration in central Guizhou— The characters of environment change. ………… Li Yuanyue, Zhu Xiaoke and Zhu Shouqian(251)

Soil Seed Bank and Allelopathy

A study of soil seed bank in the Xiuwen Karst forest ………… Long Cuiling, Zhu Shouqian and Zhu Xiaoke(264)
A study of soil seed bank in the Maolan Karst forest ………… Long Cuiling, Zhu Shouqian and Yu lifei(275)
The quantity analysis for soil seed bank of Karst forest ………… Long Cuiling and Zhu Shouqian(284)
The temporal variation of seed rain in Karst forest ………… Long Cuiling, Zhu Shouqian and Zhu Xiaoke(290)
A preliminary discussion on the fate of seeds in soil seed bank of Karst forest ………… Long Cuiling and Zhu Shouqian(294)
A preliminary study on allelopathy of *Ampelocalamus caleareus* ………… He Jixing and Zhu Shouqian(299)
A preliminary study on allelopathy of *Itea ilicifolia* ………… He Jixing and Zhu Shouqian(304)
The statistics of allelopathy experiments of Karst forest species ………… Zhang Ping, He Jixing and Zhu Shouqian(311)
The study on allelopathy of Karst forest species—The variety of donor allelopathy and receptor responsiveness ………… Zhang Ping, He Jixing and Zhu Shouqian(321)
The study of allelopathy of karst forest species—The effect of water extracts from *Itea ilicifolia* and *Imperata cylindrical* on the growth of *Ligustrum lucidum* and *Camptotheca* acuminata ………… Zhang Ping, He Jixing and Zhu Shouqian(326)

Applied Ecology and Practical Techniques

An evaluation and dividing area on degree of planting difficulty in Karst region of Wujiang River Watershed ………… Zhu Shouqian, He Jixing and Zhu Xiaoke(336)

Study on site classification and evaluation of difficult regions for forestation on the Karst mountains of Wujiang River Watershed ·················· Gao Huaduan and Zhu Shouqian(350)
The experiment of afforestation in Karst rocky hillsin Wujiang River Watershed······Zhu Xiaoke, Zhu Shouqian, Liu Jiming, Yu Lifei, Liao Yueqing, An Qianning and Fan Yurong(360)
A preliminary study of planting broadleaf and conifer mixed forest by using natural force ··· Zhu Xiaoke and Zhu Shouqian(366)
A systematic technique of afforestation in Karst rocky hills in Wujiang River Watershed ··· Zhu Xiaoke and Zhu Shouqian(373)
A systematic technique of vegetation natural restoration in Karst rocky hills in Wujiang River Watershed ····························· Zhu Xiaoke, Zhu Shouqian and Liu Jiming(383)
Study on Yao minority traditional culture and bio-diversity ··· Chen Zhengren and Yu Dengli(388)
Study on national botany of traditional edible plants for Buyi minority in Maolan ··········· Chen Zhengren, Jiang Zhongcheng, Yu Dengli, Chen Huiming and Yu Ping(395)
The probe and practice on ecological tourism of Karst forest in Maolan Nature Reserve ··· Wei Luming(402)
References ·· (411)

总　　论

喀斯特森林生态研究框架

朱守谦　　喻理飞

（贵州大学喀斯特生态环境研究中心）

摘要：本文从多视角论述了喀斯特森林生态研究的意义、现状和任务。对今后一段时间喀斯特森林生态研究的框架，包括指导思想、研究课题、重点内容、学术方向等进行了探讨。提出了应用基础研究方面的4个重点内容：主要物种生理生态研究；主要物种种群生态研究；喀斯特森林生态系统定位研究；石漠化形成过程和类型研究和实用技术研究的3个重点内容：喀斯特区植被恢复技术；喀斯特森林的经营管理技术；喀斯特生态环境的监测评价技术。

关键词：喀斯特　森林生态　研究框架

1 背　　景

喀斯特森林生态研究的主要对象是各种原生性、次生性喀斯特森林以及逆行演替退化而成的派生群落，如喀斯特灌丛、灌草丛和喀斯特区人工建植的群落。

喀斯特森林生态研究是应用各种生态学研究方法、手段，在个体、种群、群落、生态系统、景观等多个层次上开展，以揭示其分布、类型、结构、功能、生产力、动态等生态学规律，为喀斯特区生态环境建设，植被恢复，生物生产力提高，森林资源合理利用，自然保护等提供科学依据为目的。同时，喀斯特森林生态研究的深入，必然有助于森林生态学学科的发展。

喀斯特森林生态研究具有生态学研究共有的意义，更具有特殊意义。这根本上是源于喀斯特环境的特殊性造就其上着生的喀斯特森林的特殊性，它在一系列特征上有别于地带性常绿阔叶林，也是因为喀斯特森林在地球上分布的局限性。就亚热带而言，我国的常绿阔叶林是全球分布面积最大、发育最典型的。只在该气候区的喀斯特地貌上发育着地形、土壤顶极——喀斯特常绿落叶阔叶林，而同纬度的北非、中亚受副热带高压控制，气候干旱、形成大范围的亚热带荒漠。

就喀斯特地貌而言,我国碳酸盐岩出露面积约 130 万 km^2,全国大部分省(市、区)都有分布,但以贵州为中心包括桂、滇、川、渝、鄂、湘等省(市、区)在内的南方片区面积达 54 万 km^2,是世界上 3 个连片喀斯特区中出露面积最大、喀斯特发育最强烈、景观类型最多、生态环境最复杂、人地矛盾最尖锐的地区,这地区也恰恰是亚热带喀斯特森林主要分布区。与国外其他喀斯特区相比,我国南方喀斯特区大多为三叠系以前古老坚硬的碳酸盐岩,各地质年代的石灰岩孔隙度都在 2%以下,白云岩的孔隙度一般不到 4%,抗压强度大多在 1 000kg/cm^2 以上,这些特点给喀斯特发育以重要影响。加上新生代第四纪构造运动大幅度抬升,使各地质年代碳酸盐岩发育的喀斯特地貌俱全,且分布在不同海拔高度上,形成了世界上时间跨度最长、空间连续性最好的喀斯特系列。也由于未受末次冰期大陆冰盖刨蚀和东亚季风区雨热同季的有利条件的影响,使喀斯特地貌的发育更具特色,也使其上着生的喀斯特森林在全球范围内具特殊性,以其为对象的生态学研究无疑具有更重要的科学价值。

基于南方喀斯特片区生境严酷,环境容纳量低,人口密度大,人地矛盾尖锐,人民生活贫困,对资源的破坏和不合理利用造成原生植被破坏,水土流失严重,旱涝灾害频繁,石漠化面积迅速扩大,各种地质灾害也趋严重,生态环境的脆弱性加深。生态环境的整治和建设是喀斯特区社会发展、经济建设、农民群众脱贫致富的根本。

森林是陆地生态系统中结构最复杂,类型最多样,功能最稳定,占有空间最广阔,对环境影响范围和程度最大,改造能力最强,生物多样性和生物量最高,分布最广,面积最大的生态系统,在生态环境建设中具有不可替代的主体地位。喀斯特森林不断遭受破坏,原生性森林几乎丧失殆尽,大量逆行演替形成的结构简化,功能低下,低生产力的次生群落,其总量不足,质量不高,分布不均的现状与生态环境建设的需求形成巨大的反差。

喀斯特区特殊的自然社会经济条件,对喀斯特森林生态研究提出了特殊的要求。除生态学研究的共性以外,它更迫切地、突出地要求为生态环境建设和农民脱贫致富服务。退化生态系统的恢复与重建,喀斯特资源如水资源、土地资源、生物资源、矿产资源、旅游资源等的合理开发,科学经营与有效保护协调的可持续利用和提高生态系统生物生产力的研究,就显得更为重要。

喀斯特森林生态研究起步较晚,基础较差。经过不懈的努力,虽然在喀斯特生态环境特点,喀斯特森林属性、群落学特征,喀斯特森林主要树种的水分生态、种群生态、化感作用,喀斯特森林的土壤种子库,以及退化喀斯特森林自然恢复的生态学过程,喀斯特区植被自然恢复和人工造林技术方面做了大量的研究,取得了不俗的成绩,但仍不够全面系统,无论是在应用基础研究的深度和实用技术研究的推广应用方面都是如此,与喀斯特区生态环境建设和学科发展的要求不相适应。西部大开发,生态环境建设是切入点和根本,这为喀斯特森林生态研究提供了广阔的发展空间。机遇与挑战并存。基于此,本文在过去研究的基础上,对今后一段时间喀斯特森林生态研究的框架,包括指导思想、研究课题、重点内容、学术方向等进行了探讨。

2 指导思想

2.1 坚持应用基础研究与实用技术研究相结合,以促进生态环境建设和学科发展为己

任。根据喀斯特区社会经济发展,生态环境建设的需求和生态学学科发展的需要,结合我国生态学发展战略及过去的研究基础和现实条件,本着从实际出发,有所为和有所不为的原则,选择研究课题,确定重点研究内容和学术方向。

2.2 强化创新意识。创新是科学研究的灵魂和本质属性之一。要处理好继承与发展创新的关系,避免低水平重复研究。要善于发现、选择、培养创新点,把握发展动态,突出前瞻性。要做到知识创新、技术创新和推广应用机制创新的结合和知识体系、技术体系、传播(推广、应用)体系的结合。从知识积累开始,促进新观点、新概念、新理论的形成和学科发展。

2.3 提倡不同层次研究的结合和多学科的综合。良好的生态学研究一定要在不同层次上同步开展才能使生态现象和机理得到科学的阐明。现代的生态学研究已远非生态学家能独家完成的,而是地学、生物学、数、理、化学乃至社会学、经济学等众多学科及研究人员的共同努力才能完成。实施不同层次研究的结合和多学科的综合,需要高水平的学科带头人或首席科学家。他们必须具有广博的科学知识,深厚的理论基础,丰富的实际经验,较高的科研管理水平和较强的综合能力,善于发现新苗头、学科交叉的结合点,不断提出研究的新方向、新课题。

3 重点研究内容

3.1 应用基础研究

3.1.1 主要物种生理生态研究

喀斯特森林组成物种丰富,生态类型多样,但人们对其基本特性的认识却非常不足,这是造成喀斯特森林经营和喀斯特地区人工造林等有较大盲目性的根本原因。当今,生态学研究在多个层次上进行,然而生理生态仍然是生态系统,群落和种群不同层次研究的基础、核心和纽带。

对喀斯特森林的建群种、优势种、特色经济植物以及喀斯特区主要栽培植物在全面了解生物学生态学特性基础上应重点对生长特点、产量形成和分配、分枝特性和树冠结构,对环境的适应能力等以及光合、水分、营养、抗性等生理生态特性开展研究,这对这些物种的高产优质栽培和持续利用有指导意义。

根据喀斯特区的生境特点,生理生态研究应以水分和光合生理生态为主,特别是对临时性干旱胁迫的适应,逆境条件下产量形成研究,对于阐明喀斯特森林结构和产量的形成、分布格局、喀斯特森林的演替机制有重要意义。

喀斯特区有丰富的药用、油料、香料等特用经济植物,在掌握生物学特性基础上,从分子水平上研究其有效成分的形成、数量、分布及其随立地条件、栽培措施、气候而变化的规律,对于特色植物的开发利用和产业化有重要的指导意义。

3.1.2 主要物种种群生态研究

种群是物种存在,物种进化,种间关系的基本单位,是连接群落与个体的纽带和生态系统

的基本成分，是生态学研究的一个重要层次。种群生物学研究在生物资源开发、利用、保护、生物防治、濒危物种保护等方面的理论和应用有重要作用。

种群结构、动态、分布格局，种子种群数量、动态，生殖生态，种群生态对策等研究是我国植物种群生态学研究的主攻方向，也符合喀斯特森林生态研究的实际。结合喀斯特森林的特点，当前种群生态研究的学术方向要着重阐明不同种群在喀斯特森林演替中的对策、贡献和森林群落的演替机制以及濒危珍稀植物的保护。已有研究表明，喀斯特退化群落更新以“幼苗库”为主要对策，早期恢复阶段对幼苗库的贡献以无性繁殖体为主，后期以有性繁殖体为主。以无性繁殖为主要内容的生殖生态研究，包括无性繁殖潜力(休眠芽、不定芽的数量、分布、保持年限、萌发条件等)及外界干扰与无性繁殖效果的关系，无性繁殖苗(萌条、根蘖)的生长特性，对生态空间的占领及改造，生殖分配，土壤种子库中芽库的数量及动态特征，无性繁殖与有性繁殖的比较，不同种群无性繁殖潜力的评价等。

与无性繁殖相联系的无性系种群研究以及构件种群研究，以往的研究初步摸索了以黔竹为代表的无性系种群的结构、生物量和叶构件结构以及月月青萌株种群结构和动态等。今后无性系种群研究中，以无性系小株为单元的分布格局，无性系种群的扩大蔓延特点，地下茎的搜索特征与立地条件的相关，无性系种群的整合作用，以构件为单元视一个基株为一个构件种群的 meta 种群研究，是喀斯特森林主要物种种群生态学研究的新方向。把植物种群视为一个生物系统的总体，它是一个由若干部分(小株、萌株、芽构件等)构成的网络结构，各组分本身的数量动态，相互关系，调节与制约，会在系统总体上产生总体效应。整体论思想引入种群生态学研究，将对各种群参数彼此调节、适应、制约的机理和种群总体功能与环境条件的适应有更深入的认识，从而有利于种群的保护、扩大的实施和种群在群落演替中的作用地位的判识。

喀斯特区珍稀濒危植物为数众多，由于人为干扰的加剧，种群不断缩小。生境的破碎化造成植物种群的间断分布，局部种群间的遗传交流减少，遗传基础渐趋于简单，结实少，能育种子数量减少普遍存在。从种群生物学角度对珍稀濒危植物开展研究，了解种群现状、致濒原因、繁殖生物学特性，原地、易地保护，扩大栽培技术，对这些物种的保护和开发利用有积极意义。

3.1.3 喀斯特森林生态系统定位研究

我国已初步形成按气候带分布的，由各种典型森林生态系统组成的森林生态系统定位研究网络。由于种种原因，亚热带喀斯特森林定位研究还未能提上日程。由于喀斯特森林的特殊性和在全球分布的稀有性，也由于着生于富 C 的碳酸盐基岩上的喀斯特森林在全球 C 循环中的意义，及早进行喀斯特森林的定位研究已是迫在眉睫。

基于喀斯特森林生态系统定位研究起步较晚，它也具有后发优势，要充分利用、吸取同类研究的经验，起步虽晚但起点要高。

喀斯特森林定位研究的内容仍应是以系统的结构、功能、动态和生产力为中心，对自然状态下和某些人为活动影响下的动态变化过程和格局进行长期监测，以阐明生态系统发生发展演替的动态平衡的内在机制，为森林生态系统经营提供理论依据。喀斯特森林的水分循环和 C 循环要引起格外重视，前者因喀斯特区地下水系复杂，地表水、地下水的频繁转换以及分水岭的不一致，使研究难度增大，后者因森林生产力低和生境中 C 含量丰富使 C 循环具特殊性。喀斯特森林生态系统定位研究要突出特殊性即个性，要与相同气候带的顶极常绿阔叶林和杉

木、马尾松、毛竹等生态系统研究相比较。

基于森林生态系统在空间结构上的复杂性，时间序列上的多变性，生长发育过程的长周期和环境反应的滞后，定位研究项目的确定要遵循从个体、种群、群落和系统四个水平上同步进行定位和定量研究，理论探讨与生产实践紧密结合，长短项目结合三个原则，这是中国森林生态系统定位研究近半个世纪特别是近20多年来研究的经验总结。据此，前述主要物种的生理生态研究、种群生态研究、植物群落研究等都要与定位研究相结合。不同层次水平的研究既有区别又有联系，其时空、尺度、方法、规范皆异，整体大于部分之和是生态学的一个重要原则，生物形成高一级组织单位就会产生一些新的特性，整体要比部分变化慢，良好的生态学研究要在低一级层次中找机理，高一级层次上阐明其相互关系和重要意义。

喀斯特森林的科学经营要以生态系统的结构、功能、动态规律为基础。通过长期定位研究揭示规律，为生态系统经营提供理论依据。美国联邦政府中许多机构按生态系统经营途径所制订的新方针是以美国的 LTER 项目各定位站的研究成果为基础提出的，J. Franklin 于 1985 年提出的"新林业理论"也是根据 Andrews 森林试验站连续 40 年的实验作出的总结，这也是理论探索和实际应用相结合的典型例证。

3.1.4　石漠化形成过程和类型研究

石漠化是喀斯特地区生境和生态系统极端退化的一种特殊类型，主要是人类对喀斯特土地资源不合理利用的结果，是喀斯特区主要生态环境问题之一。贵州省石漠化面积已从 1975 年的 8 806.6km² 发展到 1985 年的 13 888km²，占全省土地总面积的 7.65%，目前进一步扩大到 2.2 万 km²，占全省土地总面积的 12.8%，且每年仍以 933km² 的速度快速递增。对石漠化形成过程和机理的研究，特别是石漠化类型的划分，是科学制定石漠化防治对策的基础。目前的状况是缺乏全面系统的研究，在宏观上定性的认识较一致，微观的定量的认识相对浮浅，甚至还有不少的认识误区，如对于石漠化的概念，边界的界定，石漠化的现状(程度、类型等)与石漠化的过程(潜在危险程度)的混淆等，深入开展石漠化形成过程的基础研究迫在眉睫。研究的重点是石漠化的概念、范围界定、石漠化类型、程度和潜在危险性的确定。关键是要确定一套划分类型、评价石漠化程度和潜在危险性的指标体系，要阐明指标与石漠化类型、石漠化程度和潜在危险性以及与石漠化防治的关系。特别要研究不同碳酸盐岩由于岩石性质、组成物质的差异、形成的地貌类型及组合、小生境的类型及组合不同，对石漠化类型的影响以及所造成的植被恢复的难度，主要限制因子的变化。要研究岩石产状、倾角、层理发达程度等与小生境类型及其组合的关系及与石漠化类型的关系。要研究不同干扰形式、强度、频度与石漠化类型及治理途径的关系。要在不同尺度等级上进行研究，它们既不能互相取代，也不能互相混淆。不同尺度等级的研究由于空间或时间单位不同，其空间粒度和时间粒度不同，幅度也不同，大尺度的、大幅度的研究分辨率往往较低，局部范围和短时间内变化的信息往往被忽略，而小尺度的研究恰恰相反。两种尺度研究要解决的问题不同，研究成果应用的范围对象也异。相对来说当前小尺度的研究更嫌不足。

石漠化形成过程的研究要注意突出与石漠化治理的相关。须知不同石漠化类型，石漠化形成的不同阶段、具不同石漠化潜在危险的地段，其石漠化预防治理的途径、模式、难度、效果，主要制约因素皆不同，阐明这些关系将使石漠化预防治理具有坚实的理论基础和可靠的科学

依据,是提高石漠化治理的科学性和治理成效的关键。

3.2 实用技术研究

3.2.1 喀斯特区植被恢复技术

植被恢复,特别是森林植被恢复是改善喀斯特区生态环境的根本。石漠化的治理,退耕还林还草,荒山造林,防护林体系建设等皆以人工造林、天然更新、自然恢复植被等植被恢复为主要内容。要在过去已有研究的基础上系统地解决植被恢复的途径(人工造林、天然更新、人工促进天然更新等)确定,人工造林树种的选择、造林地整理、栽植方式、造林密度、幼林抚育、林分结构调整等一系列技术措施的制订。要分别类型(石漠化类型、造林地立地类型、封山育林地类型等)确定技术措施,形成规范化。要突出技术的针对性、配套性和可操作性。

通过调查总结,研究示范,建立喀斯特区植被恢复的造林模式系统,阐明各模式的应用条件、技术关键、生态经济效益。实用技术研究要与示范区、科技园区建设密切配合,它既可显示实用技术的成效,又可检验其适用、成熟、完善程度,是技术研究与推广应用的结合点。它既是大面积推广的起点和典范,又是不断调整研究方向和内容的反馈信息源。

3.2.2 喀斯特森林的经营管理技术

森林作为一种自然资源完全顺其自然不加经营和利用显然也不是积极的科学的态度。天然林、人工林皆是如此。过去,是不合理的经营利用导致生境退化,生产力降低,环境问题频频发生。今天,应是科学合理地经营利用,使其更好地持续地为经济发展、社会进步、人类文明服务。应该说这是一个极具前瞻性的命题,因为人类终究要走到科学利用自然资源这一步。喀斯特森林的经营管理技术研究要以资源可持续利用,保证社会经济可持续发展,以生态、经济效益协调发展为目标。要以揭示自然规律、遵循自然规律、利用自然规律为核心。以不同经营目标下,森林空间分布格局和结构的调整,林分密度调控和林木空间配置,主伐利用方式选择确定,木质与非木质产品的利用,森林保健,生物生产力提高及长期生产力维护技术等为主要内容。对传统的经营技术如皆伐人工更新,抚育间伐,幼林抚育,整枝,林副产品利用等要区别对待,取其精华弃其糟粕,有的要对其重新认识,组装应用。要用生态系统管理的思想,生态林业的理论来重新认识、评价、利用、改造它们,创建一套符合持续利用原则和喀斯特区特点的全新的森林经营技术体系。

3.2.3 喀斯特生态环境的监测评价技术

喀斯特生态环境的脆弱性及其表现形式,脆弱性的判别指标及其体系等研究是深入了解现状、监测变化动态、预测环境变化的重要基础工作。

石漠化的治理,天然林资源保护,退耕还林还草,长江中上游防护林及珠江防护林体系建设等一系列生态工程的实施,都将对环境改善带来巨大影响从而具有明显的生态经济社会效益。然而,如何判别,表达这种影响,如何比较不同工程措施、生物措施的社会经济生态效益,进而实施优化的组合,也需要对环境进行监测和评价。

喀斯特生态环境的监测评价技术研究，在内容上要以环境参数为主，生态经济社会效益评价相结合。在技术路线上要与生态工程建设，示范区、科技园区建设相结合，综合区域、小流域、小班、坡面、样地等各个不同尺度等级上的监测和石漠化治理、退耕还林还草、天然林保护、水土保持等不同专项工程的效益监测。在方法上要常规技术与3S技术，计算机技术等高新技术相结合，充分利用现有有关监测网点和系统如森林资源监测系统，水文观测系统，水土流失监测系统，自然保护区等的信息，宏观与微观相结合。

喀斯特生态环境的监测评价技术研究的关键是监测、评价指标的选择、筛选和指标体系的建立，要突出指标与监测评价的关系，阐明指标的意义，注意指标的可采集性，要强调规范化，使各地采集的指标数据具可比性、可综合性，也有利于与国内乃至国际的相关研究相衔接。

4 结　语

诚然，除上述以外的研究内容还很多，如喀斯特小生境特征及植物对小生境资源的利用特征，喀斯特区生物多样性及濒危物种的保护，喀斯特生态旅游资源，生物资源的开发利用技术，优良物种的引种驯化栽培技术等等，不可能逐一详细论述。科学研究的生命力在于能根据研究中的新发现提出新的研究内容和方向，也在于根据社会经济发展的需求来不断调整研究内容。掌握好这两点将使喀斯特森林生态研究永远处于富有朝气、蓬勃发展的状态。

THE RESEARCH FRAMEWORK OF KARST FOREST ECOLOGY

Zhu Shouqian　　Yu Lifei
(Research Center of Karst Ecological Environment, Guizhou University)

Abstract

This paper deals with the significance, present status and tasks of research on Karst ecological environment from a multi-view. The research framework of Karst forest ecology in future time including guidance thought, studying program, key contents and academic direction etc is discussed. Four key contents in applied basis research are presented, which are ecological study of main species population, physiological and ecological study of main species, systematic study of Karst forest ecosystem and study of rocky dertification formation and its types; meanwhile 3 key contents in practical technique study are also presented, which are vegetation restoration technique to Karst region, management technique to Karst forest and monitoring and evaluation technique to Karst ecological environment.

Key words: Karst, Forest ecology, Research framework

贵州喀斯特区植被恢复的理论和实践*

朱守谦　　祝小科　　喻理飞

（贵州大学喀斯特生态环境研究中心）

摘要：从森林植被营造、恢复重建的角度，提出并分析了贵州喀斯特区环境的4个重要特点，即环境因子的利弊兼容性，生境的多样性和严酷性，水分亏缺的异质性和派生性，环境的脆弱性和改造的艰难性。论证了森林植被恢复是喀斯特区生态环境建设的根本。阐明了喀斯特区森林生态系统建设的可能性，提出了植被恢复的途径，人工造林和植被自然恢复的关键技术。

关键词：喀斯特　植被恢复　贵州

贵州地处亚热带湿润气候区，温暖、湿润是生态环境的基本格局。全省境内碳酸盐岩出露面积达全省总面积的61.9%，喀斯特地貌广泛分布、类型多样、发育强烈是其主要特点。贵州的贫困面广，贫困程度深，经济发展滞后，生态环境脆弱与此密切相关。因此，贵州生态环境建设与社会经济发展必须认清这一基本省情。对喀斯特环境系统的认识越深刻，人们的活动、干预将更符合客观自然规律，将更多地避免盲目性，增加科学性。

1　贵州喀斯特区环境特点

从生态环境建设，特别是从森林植被营造、恢复重建方面，从各个角度、层面审视喀斯特区的环境，认识下列特点至关重要。

---

* 曾发表于中国科学技术协会、中国工程院、陕西省人民政府编《中国西部生态重建与经济协调发展学术研讨会论文集》，四川科学技术出版社1999版。

1.1 环境因子的利弊兼容性

从总体上宏观上看,贵州喀斯特区环境对人工造林和植被自然恢复具利弊兼容性,它既有有利条件或明显的优越性,又有障碍因子或不同程度的低劣性乃至严酷性。它们的时空耦合又有较大的变化。如多数地区热量充足,降水丰富,水热同季;但亦有热量欠足,降水不丰,全年不同时段都有干旱出现的地区。降水量丰富但分配不均,即使在多雨的生长季节,也常出现蒸发量大于降水量的干燥期。降水充足但土壤持水容量低,源丰而库小,特别是降水强度大时,有造成水土流失的巨大潜在危险。地下水丰富但埋藏深,不能直接补给土壤,植物难以利用。石灰土有机质含量高,团粒结构发育良好,自然肥力较高,但土层浅薄,有时石砾含量高,土体不连续,持水量低,易造成土壤干旱。树种资源丰富,植被类型多样,但是人为干扰严重、频繁,群落逆向演替形成草坡、藤刺灌丛较多,甚至发展不同程度的石漠化。植被的生产潜力较高但群落的现实生产力很低。群落组成复杂、类型多样,但抗外界干扰的能力较低,一旦破坏,特别是连续反复破坏后,自然恢复的难度极大等等。利弊兼容的双重性形成明显的反差。发挥优越性,解除障碍因子的制约性,扬长避短,因势利导,是生态环境建设、植被恢复重建措施制订中重要的一环。

1.2 生境的多样性与严酷性

喀斯特地貌类型的多样性已为人们所熟知,但小生境的多样性却鲜为人知。与常态地貌上小生境相对一致、类型单调的情况相反,喀斯特地貌上虽然地形起伏不大,但却有丰富多样的小生境。如在不大的空间范围内,既有岩石裸露、气温变化剧烈的石芽、石面、崩塌的大块岩石等干旱生境,也有土层相对深厚、土壤营养元素丰富、有机质含量很高、气温变幅较小的石沟、石缝等肥沃生境。有时在岩层产状水平、枯枝落叶堆积深厚地段,还可形成临时性积水的森林滞留沼泽生境。既有阳光充足的明亮生境,也有直射光难以到达的阴暗生境,如有些漏斗底部冬季的直射光可照时间为零。作者曾划分出石面、石缝、石沟、石洞、石槽、土面等各具不同生态学特性和植物利用有效性的小生境类型(朱守谦,1993)。喀斯特区的生境多样性集中表现为小生境类型及其组合的多样性和其时空变化的无序性。但从总体上看,多数小生境严酷性较高,这是由于岩石裸露率高,土壤总量少。自然情况下,复杂多样的小生境的自然选择压力,导致了物种组成、生态类型的多样性,形成了物种富集区。在生态环境建设、人工造林的实践中,要切实做到适地适树,按小生境类型配置树种,讲究树种的空间配置格局,要提高经营集约度,以充分利用小生境的生产潜力。

1.3 水分亏缺的异质性和派生性

喀斯特区土壤水分亏缺是人工造林、树被恢复的主要障碍因子。其成因不是由于降水量不足,而是因为土层浅薄、土壤总量少、贮水能力低及由于岩石渗漏性强,是一种湿润气候背景上的临时性干旱,不同于干燥气候区的水分亏缺。土壤水分亏缺有明显的时空异质性。空间

异质性表现为不同地区水热条件配合不同，同一地区出露岩石及形成土壤不同，植被类型不同，都导致土壤水分亏缺的程度和发生频率不同。相同岩石、土壤及植物群落类型下，小生境类型多样，造成的水分亏缺状况也不相同。时间异质性表现在土壤水分亏缺发生的时段、次数、持续时间、亏缺程度也有较大的不确定性，与各年的降水蒸发匹配情况有关。由于地处湿润气候区，降水频繁常使土壤干旱被解除，雨后数日，土体水分蒸发消耗，又出现干旱。水分亏缺具临时性，持续时间长度也异。据定位观测资料，1994 年贵阳市花溪各类石灰土累计发生水分亏缺次数 4～21 次不等，持续时间多则 15～30 天，少则 5～8 天。土壤持水量概算表明，各类石灰土 40cm 土层中饱和持水量为 203～222mm，田间持水量为 130～162mm，可供植物有效利用的水量为 40～76mm，夏天土壤含水量平均每天减少 5～6mm，土体内有效水只能维持 7～14 天。在自然情况下，土壤含水量未达田间持水量时，只能维持 5～10 天。

水分亏缺还有明显的派生性，因为它和森林植被破坏程度密切相关。原生性喀斯特森林生境与退化喀斯特生境比较研究表明，前者形成了独特的喀斯特水赋存的二元结构，在同一含水岩组中，枯枝落叶垫积充填的上层喀斯特裂隙水和下层喀斯特水同时并存，它使大气降水、地表水和地下水补给、赋存及径流条件明显改善，且使它们相互转变形成良性循环，从而一反喀斯特区干旱和洪涝交加的灾害常态（李兴中等，1987）。这种二元结构形成的物质基础或者说森林滞留水赋存的含水介质是枯枝落叶垫积层，它形成的必要条件是茂密的森林和长期自然持续生长，枯枝落叶、腐殖质、土粒年深日久地累积，充填堵塞了溶蚀裂隙。一旦森林破坏，枯枝落叶等充填物补给无源，原有的填积物亦会被大气降水冲洗而尽，含水带变为强烈的透水带，土壤水分亏缺便频繁发生，程度加剧，各种类型小生境的水分状况向干旱趋同。这启示我们，保护现有植被，促进其良好生长，加快退化生态系统的恢复，重建喀斯特森林生态系统，对于改变水分亏缺状况有根本性意义。

1.4　环境的脆弱性和改造的艰难性

喀斯特环境是一种脆弱的生态环境，环境容纳量小，土地承载力低，抗干扰能力弱，弹性小，阈值低，环境系统内物质的移动能力很强，受干扰后自然恢复的速度慢，难度大。如喀斯特森林破坏后，生境的旱生化迅速加剧，局部阴湿生境消失，水土流失越发严重，特别是多次砍伐和火烧后，根系也遭损伤，萌芽再生能力降低以至消失，森林恢复更加困难。又如喀斯特区土壤形成速度极慢，虽然对成土速度的估算不尽相同[平均形成 1cm 土层需时 1 000 年（周政贤，1987），2 500～8 500 年（袁道先，1988）]，但与砂岩、页岩等其他岩石相比，却是显著的慢。由此可以设想，形成石漠化后环境恢复的困难程度。所以，从稳定性看，喀斯特环境属于一种动态的脆弱的系统，它将只在环境参数的严格限定值之内才持续存在，并且将在环境参数或种群值的重大扰乱之下崩溃（R. M. May，1982）。迅速遏制喀斯特区环境退化的势头，预防保护重于治理、改造，充分利用自然力，利用植物对环境的适应、改造能力，加快植被恢复速度至关重要。

2　森林植被恢复是喀斯特区生态环境建设的根本

2.1　生态环境建设是一个系统工程，需要林业、农业、水利、环保、地质矿产、气象等行业，

乃至科技、教育、文化等部门的共同努力和协调配合。然而,森林生态系统建设是生态环境建设的根本。因为水土流失,土地退化,石漠化,温室效应,物种濒危、灭绝,生物多样性降低,旱、涝等自然灾害发生周期缩短,受灾程度加剧,水资源短缺,空气污染,环境恶化等环境问题无一不与森林生态系统破坏有关,是其直接或间接的结果。森林是陆地生态系统中结构最复杂,类型最多样,功能最稳定,占有空间最广阔,对环境的影响范围和程度最大,改造能力最强,生物多样性和生物量最高,分布最广,面积最大的生态系统,这就决定了它在生态环境建设中不可替代的主体地位。天然林保护工程、防护林体系建设工程、自然保护区建设工程、石漠化治理工程等作为贵州生态环境建设的重点工程就是具体的体现。

2.2 喀斯特区生态环境建设中,森林植被恢复更具有重要意义。这首先是因为森林是改善喀斯特区农业生产环境的根本。研究表明,水分条件即旱涝灾害是制约喀斯特区农业生产发展及稳定的主要限制因子。它一方面受制于气候条件,目前非人力所能控制。另一方面,森林植被的破坏却是加剧旱涝发生的重要因子。茂兰原生性喀斯特森林区、黔中次生喀斯特森林灌丛区以及石漠化地区农业生产环境的分异,水田与旱地的比例、作物布局结构,乃至农业景观特征的不同就是典型的例证。喀斯特区森林植被的恢复、森林滞留水的形成和流动排泄,很大程度上改善了喀斯特区的水分条件,使水分亏缺及内涝程度出现的频率降低,农业生产环境相对稳定。所以喀斯特森林植被的恢复,森林覆盖率的提高,是改善农业生态环境的根本。

2.3 森林的多功能利用越来越为多数人所共识。供应木质产品的主导功能地位将逐渐向保护、改善环境等生态功能转移。21世纪的林业要跳出传统林业的圈子,以培育和保护森林资源、发挥森林综合效益为目标,在满足社会发展对木材及其他物质产品需要的同时,要以生态和环境建设为己任,要为可持续发展提供物质基础和环境基础。为此,要建立较完备的林业生态体系和较发达的林业产业体系。这里值得引起重视的是在扩大森林面积,提高森林总量的同时,要强调森林质量的提高,要强调内涵的增长。须知完备的林业生态体系要求各组分的组成、结构、空间配置等处于优化状态。森林生态功能水平的高低也依赖于群落结构的改善和优化,而现有森林质量状况与优化状况还相距甚远,提高森林生态系统的质量同样迫在眉睫。

3 喀斯特区森林生态系统建设

3.1 可能性

喀斯特区生境严酷,特别是岩石裸露率较高的石山,土壤总量极少,林业生产上历来是作为难利用地来对待的。由于喀斯特地区环境的破坏,石漠化速度加快、程度加深,石山面积逐年增加。那么,能否在这些地段恢复森林重建森林生态系统呢?回答是肯定的。因为自然界就有生长在典型石山上的喀斯特森林。

荔波县茂兰保存有近2万 hm^2 的原生性较强的喀斯特森林,并已建立了国家级自然保护区,纳入MAB生物圈保护区网络,森林覆盖率达90%以上,活立木蓄积130余万 m^3。它们几乎都是生长在岩石裸露率极高的几乎无土的严酷生境中。据30个样地共3 000m^2 的实测,土

面面积为 $232m^2$，占 7.7%，石面面积为 2 $064m^2$，占 68.8%，石沟面积为 $506m^2$，占 16.9%，其余石缝、石坑等面积为 $198m^2$，占 6.6%，岩石裸露率为 92.3%。30 个样地中有高 1.3m 以上的大树 1 497 株，其中土面上生长的仅 243 株，占 16.2%，石面上生长的 839 株，占 56.1%，石沟等生境中生长的 415 株，占 27.7%。茂兰喀斯特森林群落结构复杂，$900m^2$ 样地内组成树种平均为 60 种，最高 76 种。其中常绿树种比例 54.1% ~ 61.3%，落叶树种比例 45.9% ~ 38.7%。乔木层多数分化为 2 个亚层，灌木层通常只有 1 层，草本层不发达。石面植物和层间植物多，密度 1 410 ~ 5 220 株/hm^2。典型样地调查表明，树高以 3 ~ 8m 为多，一般超过总株数的 50%，最高树木达 27m，样地外 30m 以上大树也可见到。14 个样地统计，树木胸径、树高的生长具有速度慢、绝对生长量小，但生长量稳定、波动较小的特点（朱守谦，1995）。实测到的树木最大年龄不大于 180 年。山脊、坡地、漏斗森林中乔木层生物量分别达 102、164 和 148t/hm^2。自然界遗留给我们的这片森林，雄辩地证明了石头上可长树，裸露石山上可以生长茂密的森林。

贵州省不少喀斯特区的村寨、名山、寺院附近的风水林，经历人为破坏相对较少，同样也保存有与原生性喀斯特森林在外貌、结构上类同的残存林片。贵州还有一些石质山地人工造林成功的例子，如乌江、凯里、铜仁等地的柏木林，尽管森林的结构简单，仍不失为喀斯特石山可以恢复森林植被的有力佐证。

从生态学观点看，自然干扰和人为干扰是生态系统退化的两大触发因子。通常当干扰停止后，生态系统有自然恢复顺向进展演替的潜势，只是因为干扰的类型、强度和频度决定了生态系统退化的程度，从而影响到恢复重建的难度和速度。既然过去曾是茂密的森林，在干扰下退化为草坡裸地，一旦停止干扰后可望逐步恢复，程度会不同，但趋势不会改变。

生态学研究表明，树木所以能在如此严酷的生境中生存繁衍，是物种和环境相适应和自然选择的结果。在自然选择的压力下，环境显示出强大的塑造能力，生物表现出巨大的适应能力。喀斯特森林中树木的生态类型多样；对水分亏缺的适应途径、方式、类型多样；对资源空间的多种利用方式，特别是很多树种根系极强的穿串能力，使其对岩层空间的利用得以实现；严酷生境中树木生长缓慢，结实少，灾变常使树木承受巨大的早期夭折的压力，生态寿命较短，无性繁殖的强化使种群得以不断繁衍，森林的自我更新得以维持。上述种种正是喀斯特森林得以生存和繁衍的根本所在。这也启示我们要使喀斯特区森林生态系统建设获得成功，对树种生物生态特性和立地生境的研究了解并使其相适应是必不可少的。

3.2　途径

森林生态系统的恢复重建，要在遵循自然规律的基础上，充分利用自然力，强调人的主观能动作用，做到技术上适当，经济上可行，社会能接受。自然法则是生态恢复与重建的基本原则，只有遵循自然规律，恢复重建才是真正意义上的恢复与重建，否则可能是背道而驰，事倍功半。其途径不外乎人工重建，自然恢复和两者结合。人工恢复重建要求较多的资金、劳力、技术投入，在破坏彻底、深度退化、自然恢复潜力极小的地段，人工恢复是必由之途径。爆破整地、客土造林便是典型例子。在条件略好地段，只要认真执行各有关技术规程，正确使用各常规技术，人工造林也易取得良好效果，可靠性高。但由于众多因素的限制，通常人工造林的树种少，组成简化，结构简单。自然恢复具有投资少、易操作的特点。特别是植物能较充分地利

用喀斯特生境中各类小生境资源,如石面、石缝、石沟等,而这往往又是人工造林所不能及的,反映出自然恢复对资源利用上更合理、更充分。喀斯特区经济落后,交通闭塞,自我发展活力欠高,资金注入有限,这种条件下自然恢复途径更有其重要作用和突出地位。但它亦受自然恢复潜力的限制。自然恢复与人工恢复的有效结合,将互相补充,相得益彰。因地制宜灵活应用这些途径极为重要。喀斯特区岩石性质对地貌类型、立地条件、植被恢复的困难程度影响很大。在"乌江流域岩溶石质山地植被恢复与造林技术研究"中关于造林绿化途径决策的研究结果有指导意义,即宏观上看,在泥灰岩组、泥质白云岩组低困难、较困难地段应以人工造林为主;纯质灰岩组、纯质白云岩组的缓坡、斜坡山地和岩石裸露率40%以下的连续土、半连续土较困难地段,应以人工造林为主,自然恢复为辅;其余困难地段应以自然恢复为主,辅以人工造林;而极困难地段通常以自然恢复为主。

3.3 关键技术

人工恢复的基本环节是人工造林。研究表明,水分亏缺是影响喀斯特石质山地人工造林成活率保存率的限制因子。为此,在认真执行各技术规程基础上,以提高造林成活率、形成复杂结构混交林为目标,要掌握好以下5个关键技术。

正确选择造林树种,按小生境类型配置树种的适地适树适小生境技术;

不全面砍山、不炼山、见缝插针、局部整地的造林地植被利用技术;

切根苗造林,容器苗补植,生根粉浸根等提高造林成活率技术;

汇集表土,加厚土层,造林地穴面覆盖,提高土壤墒情技术;

栽针留灌抚阔,利用自然力形成针阔复层混交林技术。

对于植被自然恢复,关键技术首先是地段选择,要选择有种子或无性繁殖体,或附近有来源的地段。其次是要根据生态系统自身的演替规律,分步骤分段进行,循序渐进,不能急于求成,"拔苗助长"。在裸露石山地,草本、灌木迅速占领生境,改造环境的作用不容忽视。其三,因为干扰越烈,退化程度越深,植被自然恢复的难度越大。所以,当前首先要遏制生境退化的势头。生态恢复重建首先是根据生态学原理,通过一定的生物、生态以及工程的技术与方法,人为地改变和切断生态系统退化的主导因子或过程。其四,自然恢复要辅以人工促进措施,要因地制宜有针对性地采取补充种源、促进种子发芽、幼树生长、密度调控、结构调整等措施。

喀斯特区植被恢复和生态环境建设是一个长期的工作,需要几代人的坚持不懈的努力。植被自然恢复过程中,早期通过无性繁殖对策,群落的盖度、组成等特征恢复较快,而群落的功能恢复速度较慢。有研究表明(喻理飞,1998),四五十年就可恢复到与顶极群落相似的较正常的组成、外貌和结构,达到"公众社会感觉到的恢复",而要恢复到被科学证明有完善结构和功能水平的森林生态系统则是一个漫长的过程。

THE THEORY AND PRACTICE OF VEGETATIONAL RESTORATION IN KARST REGION OF GUIZHOU

Zhu Shouqian　Yu Lifei　Zhu Xiaoke
(Research Center of Karst Ecological Environment, Guizhou University)

Abstract

Base on the angle of the forest vegetation planting and restoration reconstruction, four important characters of Karst environment in Guizhou were advanced and analyses in this paper. Those are as follows: advantage and disadvantage coexistence of environment factors, diversity and grimness of habitat, heterogeneity and derivation of water deficit, environmental fragility and difficulty to reconstruct. It is proved that forest vegetation restoration is basic in ecological environment construction of Karst region. The possibility of forest ecosystem construction in Karst region is expound, meanwhile, the ways of vegetation restoration and key techniques of planting and nature restoration are proposed.

Key words: Karst, Vegetation restoration, Guizhou

生 境 特 征

乌江流域岩溶山地
地质地貌及土壤特征研究

高华端　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：乌江流域造林困难地段主要集中在岩溶石质山区，特殊的自然地理属性决定着植被恢复的可能性与造林困难程度，决定着植被恢复与造林的具体技术措施。本文通过对乌江流域自然背景因子的采集、统计分析，概括了岩溶宜林石质山地自然地理背景概况，并就其地域分异规律进行了分析，为流域内岩溶宜林石质山地造林立地分类与评价、造林技术研究提供了客观的本底材料。

关键词：乌江流域　岩溶山地　自然地理背景

充分利用土地资源、改善生态环境是流域综合治理、综合开发的重要内容。国家"八五"重点科技攻关项目"乌江流域岩溶宜林石质山地植被恢复与造林技术研究"针对乌江流域特殊自然地理条件、从综合生态系统的观点来研究岩溶宜林石质山地的植被恢复与造林技术。

与金沙江干热河谷或西北干燥地区不同，乌江流域的造林困难地段并不主要受气候条件的影响，而受特殊的地质地貌、土壤等地文因子的控制。流域内（贵州部分）造林困难地段主要集中在碳酸盐岩区。由于岩溶地区地形地貌复杂、土壤零星分布、土体结构特殊，形成独特的微观生境及相应的水分循环条件，临时性干旱成为碳酸盐岩区造林主要障碍因素。为了宏观地研究流域内岩溶宜林石质山地的地域分异规律，实现大尺度的造林困难程度评价、研究造林技术措施，达到宏观抉择、规划的目的，对乌江流域本底作深入研究有着重要意义。

1　流　域　概　述

乌江流域地处中亚热带湿润气候区，地理位置约在北纬 26°07′～29°42′，东经 104°09′～109°38′。气候水平分异不大，仅流域上段西部地区受西南季风的影响，春干夏湿，为干湿交替区。流域内主要受东南季风控制，全年比较湿润，年降雨量在 1 100～1 400mm。

岩溶宜林石质山地是乌江流域主要的造林困难地段,分布于全流域,从整体上来说,流域的主要自然地理特征即是它的自然地理特征。从地质的角度出发,流域岩溶宜林石质山地实为碳酸盐岩山地,从震旦系灯影组白云岩到三叠系地层各时代碳酸盐岩均有分布,占流域(贵州部分)面积的67.4%,其中,纯灰岩岩组占31.7%,泥灰岩岩组占19.2%,纯白云岩岩组占39.7%,泥质白云岩岩组占9.2%。

流域的碳酸盐岩区地形地貌复杂,主要地貌类型有岩溶化高原、山原、高中山、中中山、低中山、低山、山原丘陵、峡谷、盆地、丘陵。地形起伏变化大,上段平均起伏度201.90m,中段167.40 m,下段251.10m。流域平均坡度14.6°~16.5°。区内土壤分布以黄棕壤、黄壤及石灰土为主,其中,石灰土占全流域的28.89%,占碳酸盐岩面积的42.86%。

2 流域岩溶山地自然地理背景特征

岩溶山地遍布于乌江流域,流域总体自然地理背景在很大程度上受碳酸盐岩石自然地理背景的控制。然而,由于岩溶宜林石质山地与常态地貌的物质组成、地质外营力作用方式存在着差异,致使其具有许多与常态地貌不同、较为特殊的自然地理条件。

2.1 地质与岩性

2.1.1 地质构造

流域内碳酸盐岩石分布于各时代出露地层中,岩溶宜林石质山区的地质构造特点受流域地质构造特点的控制,其大地构造与全流域的构造单元一致。

流域属扬子准地台的上扬子台皱带,基底主要为前震旦系的梵净山群和板溪群变质岩及火山碎屑岩,盖层为厚度巨大的沉积物。碳酸盐岩石为震旦纪到中三叠世各时代形成的海相地层,晚三叠世之后由于古气候与古地理的变迁,沉积物转变为内陆盆地紫红色砂页岩为主的碎屑沉积。从震旦纪到第四纪的地层受燕山运动及喜马拉雅运动的影响,产生剧烈褶皱和断裂活动,目前仍处于间歇性抬升阶段。

在流域次级构造单元上,有黔北台隆、黔南台陷和四川台坳三个次级构造单元。在乌江流域上段,石炭、二叠系碳酸盐岩石地层超覆于寒武系或奥陶系地层之上,同时,由于东吴运动的影响,形成大面积的海底玄武岩喷发,碳酸盐岩与玄武岩的交替分布为上段的主要特点;中段地层出露较全,但仍以碳酸盐岩石分布最广;下段由于黔北台隆晚古生代早中期相对隆起为陆,造成大部分地区缺失泥盆、石炭系地层,从而普遍存在二叠系碳酸盐岩与志留系砂页岩成假整合接触。

流域内岩溶宜林石质山地主要分布于寒武系白云岩、奥陶系白云岩及石灰岩、泥盆系白云岩、石炭系石灰岩及白云岩、二叠系石灰岩、三叠系石灰岩白云岩区,不同时期形成的碳酸盐岩地质特性与生态特性有一定程度的差异。

2.1.2 各时代碳酸盐岩石的地质特征

不同时代,不同的沉积环境下形成的碳酸盐岩石,除了其岩石种类有别,其地质特征也有差异。流域内岩溶宜林石质山地,分布有从寒武纪到三叠纪各时代各沉积相的碳酸盐岩石,这些岩石在组成成分及结构构造上各有特点。

寒武系白云岩:乌江流域寒武系白云岩主要为娄山关群(∈2－3ls)、石冷水组(∈2s)、高台组(∈2g)、平井组(∈2p)、后坝组(∈3h)、毛田组(∈3m)等地层,为中厚层台地蒸发相的微晶－细晶白云岩,常具鲕状、变鲕状、碎屑状、同生角砾状构造,岩石偶含硅质结核或硅质条带。该类白云岩由于多处于背斜构造核部,常受挤压、断裂带密集切割致使岩石破碎,岩石易于产生物理机械崩解,风化产物干燥且富含石砾。流域上、中、下段均有分布但下段相对面积较大。

奥陶系白云岩:主要为下奥陶统的桐梓组(O1t),它整合于寒武系娄山关群或毛田组地层之上,为深灰、灰黑色中至厚层白云岩,偶夹硅质条带。岩石致密,无特殊构造。上中下段均有分布。

奥陶系石灰岩:主要为红花园组(O1h)的灰、蓝灰、灰黑色中至厚层致密至结晶灰岩、生物碎屑灰岩,十字铺组(O2s)的深灰色泥灰岩、泥质灰岩、瘤状灰岩,宝塔组(O2b)灰白、浅灰、灰色的龟裂纹灰岩,瘤状泥灰岩。上中下段均有分布。

志留系泥灰岩:主要为石牛栏组(S1s)的灰岩、泥灰岩、瘤状泥灰岩、生物碎屑灰岩、泥质灰岩、粗晶灰岩等,多为半闭塞的盆地相和陆棚浅海相,故砂质、泥含量较高。多分布于中下段特别是下段。

泥盆系白云岩:由于加里东运动使贵州北部(赫章、织金、贵阳、黄平一带以北)和东部上升为陆地,受到剥蚀,黔南、黔西广大地区与滇东、桂北同处广海状态,沉积了厚达数千米的海相夹少许陆相的泥盆系地层。其中,流域内贵阳、威宁等地为滨海、浅海及半封闭泻湖相沉积的白云岩类岩石,属独山型。泥盆系白云岩为独山组(D2d)深灰色白云岩,含丰富的生物化石,由球状、半球状及不规则状层孔虫、床板珊瑚等造礁生物构成生物礁滩;望城坡组(D3w)半封闭泻湖相深灰色厚层白云岩;尧梭组(D3y)潮上带泻湖相深灰色厚层白云岩。主要分布于中上段,下段缺失。

石炭系石灰岩与白云岩:有台地相的岩关组(C1y)深灰色中厚层灰岩及泥灰岩,摆佐组(C1b)台地边缘相与潮下浅水半封闭泻湖相的石灰岩与白云岩建造,马平群(C3mp)台地边缘相和台地相的浅色灰岩。主要分布于中上段的威宁沉积区,下段缺失。

二叠系石灰岩:流域内二叠系地层发育良好,分布广,有栖霞组(P1q)灰及深灰色中至厚层灰岩、泥灰岩、燧石团块灰岩;茅口组(P1m)开阔台地相浅色纯质灰岩。上中下段均有分布。

三叠系石灰岩与白云岩:夜郎组(T1y)灰岩、鲕状灰岩、泥灰岩,大冶组(T1d)灰色薄至中层泥晶灰岩、泥灰岩,永宁镇组(T1yn)白云岩、灰岩,安顺组(T1a)块状白云岩,关岭组(T2g)杂色薄至中厚层泥质白云岩,花溪组(T2h)纯白云岩。三叠系碳酸盐岩石结构致密,物理性差热风化崩解不明显。流域内分布广泛。

2.1.3 岩组类型及其分布

根据岩溶宜林石质山地岩石性质对地形地貌、成土性能、土壤特征、土壤分布状况、水文地

质条件及植被恢复与造林的影响，按岩石所含泥质多少将岩溶宜林石质山地的岩石分成四类岩组：纯灰岩岩组、泥灰岩岩组、纯白云岩岩组、泥质白云岩岩组。

纯灰岩岩组包括纯灰岩、白云质灰岩、硅质灰岩、生物灰岩及炭质灰岩等，占碳酸盐岩面积的 31.7%，在流域内分布广，主要属奥陶系、石炭系、二叠系地层。

泥灰岩岩组主要包括泥质灰岩、泥灰岩等，在流域内分布较局限，占流域碳酸盐岩面积的19.2%，多集中于中下段奥陶、志留系地层。

纯白云岩岩组包括纯白云岩、灰质白云岩及硅质白云岩等，占碳酸盐岩石面积的 39.7%，为分布最广的碳酸盐岩石。主要分布于中下段寒武系奥陶系及三叠系地层中，以向斜翼部及背斜核部的形式出现，由于受风化剥蚀的影响，在中下段还形成大面积的第四纪红色黏土盆地。

泥质白云岩组占碳酸盐岩面积的 9.4%，分布范围最小，集中于三叠系出露地层，上中下段均有分布。

2.1.4 岩组造林生态特性

根据岩组分类研究、流域土壤调查材料及“七五”研究成果表明，岩溶宜林石质山地有其独特的生态特征。

就整个岩溶宜林石质山地而言，由于碳酸盐岩石属典型的可溶性化学岩类，在乌江流域这样充沛的水热条件下，岩溶作用强烈，岩溶地貌典型。岩石刚性、碎性强，在各时期构造应力的作用下，岩石构造裂隙极为发育，加速了地表及地下岩溶作用的进程。岩溶宜林石质山地除具复杂多变起伏不平的地表形态外，纵横交错、千姿百态的地下岩溶景观亦十分发育，地表地下地形一起构成复杂的岩溶系统。同时岩溶宜林石质山地的水文地质条件特殊，岩石的含水性、透水性极强，但由于地下岩溶的影响，岩溶宜林石质山区无完整、统一的地下水面，地下水埋藏深，地表水下渗速度快，其渗透系数可达 0.6 以上，地表水容易短时间内转化为埋藏较深的地下岩溶水，故一直有“地下水滚滚流、地表水贵如油”之说。由于这种特定的水文地质条件，在季节性干旱不很明显的乌江流域，岩溶宜林石质山区常常因临时性干旱而造成地表水短缺，严重影响植被生长。

碳酸盐岩石由方解石及白云石组成，岩石中不溶性矿物含量极少，有其独特的成土性能。碳酸盐岩石多以化学风化(主要为溶解)的形式成土，成土速度慢，成土量少。同时，由于岩石中不溶性矿物主要为黏土矿物，形成土壤质地黏重，黏粒含量高(27%～40%)，砂粒含量少(10%～20%)，非毛管孔隙度小(3%～9%)，毛管孔隙度大(35%～50%)。岩石成土零星浅薄，土壤连续性差，平均基岩裸露率 20%～40%，平均土层厚度 30cm～50cm。土体构型特殊，多呈 A-B-D 型，土层与基岩为突变性接触，土壤石砾含量少。总体而言，岩溶宜林石质山地的植被恢复与造林困难程度较高。然而，由于岩石内部性质的差异，在次级岩组内，不同岩组间的造林生态特征存在一定差异。

纯灰岩岩组：岩石主要由方解石组成，结构致密，易受溶解形成典型的岩溶地貌，地表较粗糙，地形起伏不平，多有溶槽、溶沟、石芽、石脊、洼地、漏斗、落水洞、峰林、峰丛、坡立谷等地貌类型。成土过程以纯化学溶解为主，物理风化较弱。岩石中不溶性矿物含量极低，成土速度慢且多为异地沉积，微地貌与土壤同时形成。土体多为 A-B-D 或 A-D 型，无明显的过渡性半

风化层。平均土层厚度 20~50cm,分布零星而浅薄,基岩裸露率 25%~50%,土壤连续性差,仅在岩溶洼地、坡立谷或构造台地上可见连续土层。土壤黏粒含量高,可达 35%,毛管孔隙度大(40%~55%),非毛管孔隙度小(2.5%~9%)。基岩风化裂隙发育差,但有明显的层间裂隙及构造裂隙,地表水转变为地下水时不易形成浅层潜水,多沿构造裂隙下渗进入地下岩溶管道形成深层岩溶潜水。抗临时性干旱的能力极弱,造林及植被恢复的困难程度较高。

泥灰岩岩组:岩石除含方解石外,还含一定量的黏土质矿物成分(约 15%以上),岩石结构较粗糙,构造多样。岩石溶解程度低,但仍可形成各种岩溶地貌。地表完整性比石灰岩好。岩石风化成土时,物理风化特别是差热风化伴随化学风化同时进行,成土速度快,成土量较大,土层较厚(平均 30~53cm),且土壤连续性较好,土壤自然剖面有 A-B-D 型,也有 A-B-C-D 型。由于岩石有一定程度的风化裂隙,分布有一定范围的浅层裂隙潜水,土壤—岩性系统的水分循环条件较好。由于岩石中所含成土矿物与纯灰岩相差无几,故土壤的质地、水分物理性质无多大分异。在植被恢复与造林方面该岩组质量较好。

纯白云岩岩组:岩石主要由白云石组成,可溶蚀性没有石灰岩类强。由于物理风化的影响,不均匀性溶蚀较为明显,岩石表面形成纵横交错的刀砍状构造。纯白云岩区岩溶地貌不如石灰岩区典型,地表完整性稍好些。岩石成土时,物理风化与化学风化同时进行,成土速度较快,土层较为连续(基岩裸露率 15%~30%),但土层较为浅薄。土壤自然剖面多为 A-B-C-D 型,石砾含量较高(A 层 10%左右)。在土壤粒级组成中,砂粒含量很高(22.95%),黏粒含量较低(27.32%);非毛管孔隙度 3%~10%,毛管孔隙度 35%~45%,最大持水量 30%~50%。显然,其发育的土壤性质与前两种岩组有较大差别。

泥质白云岩岩组:由白云石及黏土矿物组成,与前面岩石比较,结构较为粗糙。岩溶地貌以峰林、峰丛、孤峰等中型地貌为主,微地形不十分发育,地表完整性好,具有常态地貌的某些性质。该岩组岩石成土性能比前面岩组都好,岩石在物理风化及化学风化同时作用下,成土速度快,土层连续性较高,半风化层深,石砾含量高,土层与岩石间过渡段风化裂隙发育,水文地质条件较好。土壤粉砂粒含量高(50.30%),黏粒占 35%左右。本岩组分布区立地质量较好。

2.2 地 貌

岩溶宜林石质山地的地貌有较强的层次性,在地貌规模上,从大中地貌至微地形,均有明显的溶蚀特征,即地形起伏不平,地表高度破碎,水系分散,地下水文系统发育。依次有连绵的峰丛地貌、陡峻的峰林及孤峰、平缓的溶蚀残丘以及分布其间的溶蚀盆地、洼地、漏斗、谷地等。如同侵蚀地貌的低级流域系统与高级流域系统有明显的相似性一样,岩溶地区微地形的成因及特征与大型岩溶地貌有很强的相似性,它们都由溶蚀-沉积循环而形成,只是体现层次不同。几乎所有岩溶地形都由溶沟、溶槽、溶隙、石芽、石脊及石面等小生境组成,加重了地表的复杂性及立地的造林困难程度。乌江流域岩溶宜林石质山地大中型地貌轮廓上与全流域一致,只是分布面积较小而已,故岩溶宜林石质山地的地貌形态分类仍是平原(盆地)、台地、丘陵、山地、山原等类型。

2.2.1 上段温凉高原中山区

本区分布有六冲河、三岔河上游喀斯特高原、高中山及织金-大方喀斯特中山两种类型的

岩溶宜林石质山地。段内海拔多在 1 400 ~ 2 400m 之间，最高韭菜坪 2 903m，自西向东有高原、高中山（> 1 800m）、中中山（1 300 ~ 1 800m）等地貌类型。高中山占 27.98%，中中山占 58.94%，低中山（1 000 ~ 1 300m）占 12.77%，低山（500 ~ 1 000m）占 0.31%；800 ~ 1 200m 地形占 4.43%，1 200 ~ 1 600m 占 42.27%，1 600 ~ 2 000m 占 35.85%，2 000 ~ 2 400m 占 11.37%，> 2 400m 占 1.07%；平均坡度 16.78°。属典型的岩溶化高原、高中山地貌。

六冲河、三岔河上游喀斯特高原高中山亚区：

该区内碳酸盐岩石以石炭、二叠、三叠系地层为主，石灰岩类分布最为广泛，地貌类型以喀斯特高中山、中山为主，由峰林盆地组合、溶丘盆地组合及喀斯特高原等中地貌组成。其中，威宁、赫章、水城交界一带属于高原面，平均海拔 2300m，地形平缓开阔，岩溶地貌主要以低矮的锥状峰林及洼地为主；在高原面四周，如三岔河、六冲河中下游分布有峰林峰丛高中山及岩溶洼地、峡谷。这一区段内洼地、盆地、高原面均为理想的植被恢复与造林地段，而峡谷峰林及部分陡坡峰丛的植被恢复与造林困难程度较大。

织金 - 大方喀斯特中山亚区：

本区地形起伏大，由毕节地区的毕节、大方、纳雍、织金等县到六枝、普定，海拔从 1 500m 到 2 000m 不等，呈西高东低趋势。由于各级水道切割较深，地形高差大，陡、急坡面积较大。本区岩溶地形以喀斯特中山、峰丛中山、岩溶 - 构造盆地为主，其上峰丛洼地、干谷、槽谷发育，地下暗河发育程度高，地表水系多呈星状，地表水缺乏，地下水埋藏较深。该区立地条件差，林木覆盖率低，由于地形及地表临时性干旱的影响，在造林及植被恢复方面有较高的难度。

2.2.2 中段温和岩溶山原丘陵盆地区

包括安顺、贵阳、都匀地区各县市和毕节地区金沙、黔西东部及遵义地区的绥阳、铜仁地区思南一线以南各县。属黔中中山岩溶丘原，低山（500 ~ 1 000m）占 16.14%，低中山（1 000 ~ 1 300m）占 54.86%，中中山（1 300 ~ 1 800m）占 28.98%，地势由西向东、由南向北倾斜。起伏度为流域内最低的地段，起伏度小于 100m 的地块占 24.81%，101 ~ 200m 占 44.70%，201 ~ 300m 占 21.14%，301 ~ 400m 占 7.11%。800 ~ 1 600m 的地势占 97.7%，金沙、开阳、瓮安一线以南地势较高，海拔 1 000 ~ 1 400m，此线以北地势较低，海拔 800 ~ 1 000m。段内相对高差多在 100 ~ 300m（占 65.84%），部分河流切割强烈形成峡谷，高差大于 300m。山原中山、峰丛盆地、峰丛洼地、峡谷、山原丘陵相间分布。山原丘陵多分布于乌江各支流分水岭地带，多为岩溶丘峰，坡度较大，顶部岩石裸露，土层浅薄。山原中二级高原面上河谷开阔，地势平缓，阶地发育，具有较大的山间河谷盆地，为主要农作区。平均坡度较小（14.64°），6° ~ 25°的缓斜坡占 89.58%；河谷沟系比降多小于 46.6%（占 93.03%）。

本段岩溶宜林石质山地地貌类型以峰林盆地、峰林低中山及岩溶丘陵为主，丘原面较完整，其上分布有面积较大的溶蚀残丘洼地、溶蚀残丘及溶蚀盆地，该段碳酸盐岩石集中于寒武系、二叠系及三叠系地层，组成一系列复向斜与复背斜，控制山脉水系走向。本段岩溶宜林石质山区地形平缓，陡急地形分布面积较小，除基岩裸露率较高的特殊地段及乌江各支流分水岭地带、深切河谷区外，植被恢复与造林的困难程度较低。

2.2.3 下段温暖岩溶低中山、低山区

主要为流域内绥阳 - 思南一线以北地区，该段的地貌特征与上、中两段有着较大的分异。

段内海拔多在400～1 600m之间(99.43%),500～1 400m海拔段分布最广。主要为中山、低中山峡谷地貌及部分低山,河谷地带为海拔500m以下的丘陵地貌。丘陵面积占3.09%,低山(500～1 000m)占65.54%,低中山(1 000～1 300m)占25.55%,中中山(1 300～1 800m)占5.75%,高中山(>1 800m)占0.02%。整个地势西高东低,南高北低。地形起伏度大,河流切割较深。小于100m起伏度面积约占8.67%,101～200m占28.21%,201～300m占31.85%,300～400m占20.92%,>400m的占10.37%,一般起伏度均在100m以上。本段平坦地段较少,坡度<5°的面积仅占1.56%,比流域中段小得多,而陡急坡(大于25°)占16.68%,远比流域中上段高。

大娄山喀斯特山原中山、低山亚区：主要为贵州道真、务川、正安、绥阳等县,位于大娄山北段,地势高、地形起伏大,坡度陡,属强烈切割的山原、低山地区。岩溶宜林石质山地以喀斯特山原、中山及低中山为主,多由三叠系石灰岩发育而成。山原面平缓,岩溶地形主要有洼地、漏斗、溶丘及地下暗河。同时,在芙蓉江及其支流上游分布有大型溶蚀盆地及残丘洼地组合,河谷附近岩溶化程度高。

武陵山山原低中山、低山岩溶宜林石质山亚区：区内碳酸盐岩以二叠系、三叠系地层为主,岩溶地貌比较发育,以溶蚀盆地为主。其构造台地上的碳酸盐岩石区,中小型岩溶地貌不明显,但微地貌仍十分发育。

本段岩溶宜林石质山地的植被恢复与造林有一定难度,仅岩溶残丘、部分峰丛及河间地块立地质量较高。

2.3 土壤特征

2.3.1 成土过程及特点

乌江流域岩溶宜林石质山地土壤形成过程与岩溶作用过程基本一致。当碳酸盐岩石中的主要矿物方解石和白云石因化学风化而以真溶液的形式流失后,岩石中不溶性的黏土矿物及硅质残留下来或经一定位移后形成土壤,随后开始土壤的成熟过程,即淋溶、淀积直至硅铝化。由于地形地貌条件、气候、海拔、岩性分异及植被条件的影响,不同地理位置的岩溶宜林石质山区其土壤类型有所不同,主要为非地带性土壤,部分为地带性土壤。碳酸盐岩石风化残余物是黄色黏土,如果是初期产物或受严重侵蚀露出底层,其土层浅薄,有一定的石砾,酸度小,形成各种类型的石灰土如黑色石灰土、棕色石灰土、黄色石灰土;平缓地段或地形低洼堆积区,土体侵蚀微弱,处于淋溶阶段,土壤呈酸性形成硅铁铝土。各类型土壤性质见表1、表2。

然而,在岩溶宜林石质山区,碳酸盐岩土壤仍以分布零星、连续性差、土层浅薄、石砾含量少、黏粒含量高、质地黏重、酸性反应不强为其主要特征。

2.3.2 不同类型碳酸盐岩组的土壤特征比较

流域内岩溶宜林石质山地土壤分布特征及土壤性状还受岩石类型的影响,不同类型碳酸盐岩石区土壤剖面结构,土层分布状况,土壤物理性质均有一定程度差异。据研究,纯灰岩岩组形成的土壤的连续性(包括横向和纵向)极差 ,石砾含量少,质地黏重;泥灰岩岩组形成的土

壤土层较连续，地形较完整，土壤中砂质成分比例较高，土壤总孔隙度较大；纯白云岩岩组形成土层浅薄且较连续，半风化层明显，石砾含量大；泥质白云岩岩组发育的土壤较连续而且较深厚，半风化的C层较厚，石砾含量较高。

表1 石灰土的基本性质

土壤	地点	深度 (cm)	pH	碳酸钙 (%)	有机质 (%)	全钾 (%)	全磷 (%)	阳离子代换量 (me/100g土)
黑色		0~6	7.2	0.87	10.36	1.61	0.200	40.71
	正安	10~20	7.3	0.22	7.62	1.57	0.180	36.91
石灰土		20~30	7.5	—	5.30	1.60	0.145	34.53
棕色		0~5	6.9	0.08	9.73	1.81	0.143	31.03
	桐梓	10~20	6.7	0.10	2.90	1.92	0.114	22.56
石灰土		40~50	7.2	0.15	2.12	1.81	0.102	23.69
黄色		0~10	7.9	0.04	1.95	—	0.090	13.57
	仁怀	20~30	7.8	0.04	1.61	—	0.100	16.64
石灰土		50~60	7.0	0.04	1.26	—	0.127	44.37

表2 碳酸盐岩石形成土壤的黏粒化学组成

土壤	地点	海拔 (m)	土层 (cm)	SiO_2 (%)	Fe_2O_3 (%)	Al_2O_3 (%)	SiO_2/Al_2O_3	SiO_2/R_2O_3
			0~15	40.02	12.81	28.64	2.39	1.88
	平坝	1 280	15~50	39.76	12.91	30.07	2.20	1.74
黑色			50~80	40.72	13.99	30.52	2.27	1.74
石灰土			0~15	44.97	11.30	25.97	2.89	2.27
	贵阳	1 000	12~25	44.47	10.86	25.89	2.96	2.31
			0~15	43.68	16.75	25.10	3.00	2.17
棕色	赫章	1 850	33~65	43.41	16.41	25.08	2.92	2.13
石灰土			65~90	44.01	15.06	25.64	2.92	2.15
			0~150	45.09	12.42	30.17	2.50	1.97
黄色	德江		15~55	44.80	13.44	28.70	2.67	2.08
石灰土			55~95	46.79	11.20	31.53	2.52	2.05

2.3.3 岩溶宜林石质山地的土壤分布规律

流域岩溶宜林石质山地土壤可按两种方式来考察其空间分布特征。其一为岩组控制下的土壤分布特征，这一分布规律与岩组的分布息息相关，岩组的分布规律体现出土壤分布规律。其二为土壤类型的分布特征，在水平分布上，土壤受生物、气候条件的地带性影响，不论是经向还是纬向上，岩溶宜林石质山地的土壤分布规律都体现出与全流域分布规律的一致性；在垂直分布上，随着海拔高度的上升，生物气候变化形成一系列土壤垂直带谱，这些带谱因多变的地形地貌影响而显得较为复杂，不同流域段、不同山脉体系、不同地貌单元上各有特征；在区域性

分布上，上段高原丘陵顶部为黄棕壤、薄层黑色石灰土或石质山地，坡地为耕作铁铝土、幼年土或少量水稻土，而高原丘陵及山原峡谷多为黄棕壤分布区；中段高原峰林槽谷盆地、高原低中山丘陵宽谷盆地和高原低山丘陵河谷盆地主要分布黄壤及准黄壤。一般规律是：丘陵上部、峰丛顶部、低中山顶部多为石质山地和黑色石灰土；波状丘陵的坡地有不同类型的水稻土及旱耕土，丘陵顶部为准黄壤、幼年土，低洼地形分布水稻土。流域下段峰丛山地、岩溶构造台地分布黄红壤、准黄壤、黄壤、石灰土，石质山地、盆地、谷地、洼地分布有水稻土、石灰土、黄壤。

3 自然地理特征与植被自然恢复和人工造林

乌江流域岩溶宜林石质山地的地质、岩性、地貌、土壤条件复杂，植被恢复与造林的困难程度有着明显的地域分异性，掌握这种自然背景的空间分布特征，有助于科学地进行石质山地植被恢复与造林的规划和施工。

据上述岩溶宜林石质山地的自然地理背景特点，流域上段的六冲河、三岔河上游喀斯特高原高中山亚区，其高原面上，低矮锥状峰林、孤峰、残丘多分布黑色石灰土、黄棕壤，是立地质量较好的石质山地造林地段，而高原面四周的山原峡谷区以峰林、峰丛高中山为主，地表受侵蚀较强，土壤零星，主要为黄棕壤，造林施工难度大，应采用封山育林、人工促进自然更新等手段来恢复植被。流域上段的织金－大方喀斯特中山区，石质山地主要为喀斯特中山、峰丛中山，应采用自然恢复与人工造林相结合的方法来提高地表植被覆盖率。流域中段石质山地以峰林、峰丛、岩溶丘陵及溶蚀残丘为主，在大面积三叠系泥质白云岩形成的峰丛及部分峰林上(如贵阳、安顺等地区)可进行大面积的人工造林，而纯白云岩、泥灰岩的峰丛、峰林区应以封山育林、人工促进天然更新等自然恢复手段为主，在绝大多数的岩溶丘陵，溶蚀残丘，土层较厚，分布连续，地形完整，可进行人工造林，种植柏木、华山松、马尾松等树种。

流域下段石质山地主要为山原面上的溶丘、喀斯特低中山、低山，由于地形切割深，坡度大，地表基岩裸露率高，本区造林困难程度较高。但由于该区特殊的地质条件，大面积的碳酸盐岩分布于背斜核部形成的盆地及向斜核部形成的台地中，广泛的二叠系、三叠系碳酸盐岩石覆盖在志留系砂页岩上形成良好的含水构造，利于植被的自然恢复。从立地的角度出发，本段寒武系白云岩区可同时采用人工造林与自然恢复，而二叠系、三叠系碳酸盐岩区以封山育林、自然保护等方式促进植被自然恢复效果良好，如桐梓的柏枝坝、箐坝自然保护区，道真大沙河、小沙河自然保护区等。

STUDY ON THE GEOLOGIC, GEOMORPHIC AND SOIL'S CHARACTERISTICS OF KARST MOUNTAINS IN WUJIANG RIVER WATERSHED

Gao Huaduan Zhu Shouqian
(Forestry Dept. of Guizhou University)

Abstract

The difficult regions for forestation in Wujiang River watershed are mainly concentrated in Karst rocky mountains, where special natural geographic characters determine the possibility and difficult degree of vegetation recovery and technique for forestation. The paper outlines the natural geographic background and analyses the regional distribution laws of Karst rocky mountains for forestation in Wujiang River Watershed by collecting and analyzing natural factors. The results will provide the base material for site classification and evaluation, and forestation technique research.

Key Words: Wujiang River Watershed, Karst mountains, Natural geographic background

乌江流域喀斯特石质山地水分特征研究*

朱守谦　韦小丽　祝小科　何纪星　　　　　　安黔宁

（贵州大学林学系）　　　　　　　　　　　　（铜仁地区林科所）

摘要：研究表明乌江流域喀斯特石质山地的干旱是一种湿润气候背景上的临时性干旱。其形成原因不是降水不足，而是土体贮水量低。这又受制于土被不连续，土层浅薄，土体石砾含量高，孔隙发育差和得不到地下水补给。临时性干旱具有发生频率高、持续时间短、水分亏缺程度变异较大的特点。连续晴天条件下土壤含水量呈线性持续下降，下降幅度变异较大，土壤水分的异质性极高。

关键词：喀斯特石质山地　水分特征　临时性干旱　乌江流域

乌江流域喀斯特石质山地人工造林与植被自然恢复的主要障碍因子是土壤水分亏缺造成的干旱，它是气候、岩性、地貌、土壤乃至植被状况等众多因子综合作用的结果。从水分平衡的角度看，某一地段（土壤）的水分状况决定于输入、贮存、输出各分量的大小。输入量决定于降水量。输出量决定于蒸发量和渗漏量。而贮存量决定于输入输出量之差，与微地形、土壤容量及水分物理性质有关。

乌江流域喀斯特石质山地人工造林和植被自然恢复的实施，要正确掌握生境的水分特征，扬长避短，因势利导，制订相应配套措施。根据这个指导思想，本文从气候条件，土壤条件，土壤水分动态等方面研究并评价了乌江流域喀斯特石质山地生境的水分特征。

1　研　究　方　法

1.1　充分利用历年气象观测数据，对降水与蒸发量及其时序变化进行分析，特别是选择

* 本文主要内容曾在中国林学会森林生态分会"1998年森林生态环境·山区综合开发·天然林保护学术讨论会"上作大会交流。

典型县利用逐旬统计资料,在较短时间尺度上进行分析,以揭示降水与蒸发及其配合的特征。

1.2 大量调查各类石灰土的水分物理性质,包括土层厚度,容重,毛管持水量,饱和持水量,毛管孔隙度,非毛管孔隙度,渗透速度,土壤岩石裸露率等,并统计土体的贮水量及变化。各项土壤物理性质的测定方法见文献(刘孝义,1982)。

1.3 定时,定点测定土壤含水量,30cm 以下土层用中子水分仪,表层 10~20cm 用烘干法测定,每旬测一次,持续 2 年,了解土壤水分动态。测定地点有贵阳、修文、思南共 18 个测点。在相邻两次较大降水过程间,每 2~3 天一次连续测定土壤含水量,以了解连续无雨情况下土壤水分的变化。

2 研究结果

2.1 气候特征

2.1.1 宏观上看,贵州省属高原季风湿润气候,其形成深受大气环流、地理位置和地形地势的影响。乌江流域各县均属湿润气候。上游地区年均温 12~14℃,下游 16.5~17.5℃,中游居中。≥10℃积温上游除威宁不足 2 600℃外,均在 3 800~4 000℃,下游河谷可达 5 500℃,多数地区在 4 000~5 000℃之间。降水充沛,雨日多,除上游赫章、威宁一带年降雨量不足 1 000mm 外,其余皆在 1 000mm 以上。上游三岔河流域可达 1 300~1 500mm,下游松桃可达 1 300mm 以上,为流域的两个多雨区。年降水量相对变率较小,生长季节(4~9 月)降水量占年降水量 75%以上,水热同季。年蒸发量上游多数为 1 200~1 400mm,干燥度 1.05~1.47,为全流域之冠。下游蒸发量 1 000~1 200mm,干燥度 0.94~1.03。中游蒸发量 1 200~1 300mm,干燥度 0.99~1.17。在具蒸发观测资料的 23 个县中,干燥度小于 1.0 的 9 个,占 39.13%;1.01~1.10 的 6 个,占 26.09%;>1.10 的 8 个,占 34.13%。可见,65%以上的县干燥度在 1.10 以下,宏观上说明全流域具湿润气候的基本特征,也是乌江流域水热条件优越,气候生产潜力较高的基本表征。从流域不同地段典型县的生态气候图解可以看出,基本上全年都是湿润期,且含 2~3 个月雨量超过 100mm 的极湿期,有的县亦有明显的干燥期,主要在春季。

2.1.2 分析表明流域内各县逐月降水与蒸发量,都有蒸发大于降水的干燥期,它们或出现在冬、春季节,亦有两者皆有。而蒸发量大于降水量的数值各县不一。表 1 材料表明,上中下游各典型县 1988~1993 年降水、蒸发及干燥度特征。如下游沿河 1988 ~1993 年降水量平均为 1 030.3mm,平均相对变率 16.53%,年蒸发量平均为 1 242.6mm,平均相对变率 9.51%,干燥度变化于 0.93 ~ 1.74,平均 1.27。上游赫章同期的年降水量为 759.0mm,平均相对变率 6.94%,年蒸发量为 1 296.6mm,平均相对变率 4.69%,干燥度 1.55~1.90,平均 1.72。可见降水量的变率大于蒸发量。而蒸发量大于降水量的旬数,沿河为 19~30 旬,平均 23.8,蒸发大于降水的差值 413 ~ 912mm,平均 612.9mm,赫章为 27 ~ 31 旬,平均 28.2,差值为 626.8 ~ 762.2mm,平均 725.2mm。降水量大于蒸发量的旬数,沿河为 6~17 旬,平均 12.2,差值为 227.2~514.1mm,平均 400.6mm。赫章为 5~9 旬,平均 7.8,差值为 117.3~241.3mm,平均

187.6mm。表明全年蒸发大于降水量的旬数多于降水量大于蒸发量的旬数,蒸发与降水的差值,亦是前者大于后者。蒸发量大于降水量的旬数和差值,有自下游向上游递增的趋势,而降水量大于蒸发量的旬数自下游向上游递减,差值则是上、下游皆小,中游及多雨中心区织金县较大。这说明在湿润气候背景上,出现不同程度的短期干旱现象。也表明以年为时间尺度表征的降水、蒸发的变化,常掩盖了月际、旬际的差异,不能揭示湿润气候背景上产生的局部时段的干燥特征。

表 1　乌江流域代表县 1988 ~ 1993 年降水蒸发量分析

县名	年蒸发量 mm		年降水量 mm		干燥度	蒸发量 > 降水量		降水量 > 蒸发量	
	变幅/均数	平均变率%	变幅/均数	平均变率%		旬数	差数	旬数	差数
沿河	1 064.9 ~ 1 426.9	9.51	722.7 ~ 1 234.7	16.53	0.93 ~ 1.74	19 ~ 30	413 ~ 912	6 ~ 17	227.2 ~ 514.1
	1 242.6		1 030.3		1.27	23.8	612.9	12.2	400.6
修文	1 194.9 ~ 1375.6	7.18	946.9 ~ 1 190.5	7.02	1.02 ~ 1.33	21 ~ 27	526.1 ~ 750.6	9 ~ 15	272.9 ~ 564.7
	1 252.9		1 067.1		1.16	24.0	631.5	12.0	456.6
织金	1 311.0 ~ 1 522.6	6.32	1 236.7 ~ 1 436.7	26.37	0.96 ~ 1.63	23 ~ 27	532.2 ~ 602.9	9 ~ 13	217 ~ 726.9
	1 404.7		1196.6		1.20	24.6	666.4	11.2	476.5
赫章	1 209.3 ~ 1 374.7	4.69	633.1 ~ 825.0	6.94	1.55 ~ 1.90	27 ~ 31	626.8 ~ 762.2	5 ~ 9	117.3 ~ 241.3
	1 296.6		759.0		1.72	28.2	725.2	7.8	187.6

注:分子为变幅,分母为均值,修文县缺 1993 年资料。

2.1.3　降水与蒸发量的旬际变化极大,而且它们对土壤水分状况的影响,有持续作用和时滞效应。为此,用双旬滑动平均值来表征逐旬降水与蒸发量的对应关系较清晰,且与原值变化趋势一致。它可显示全年出现蒸发大于降水的旬序及程度。分析表明下游沿河是夏秋干燥期明显,上游赫章冬春干旱明显,持续时间长,各段典型县在生长季节中都是降水量大于蒸发量,且差值较大。但在湿润期中都间有蒸发大于降水的干旱期,出现时段旬序各年变化较大。这表明因降水少,蒸发大而造成的干旱的时间和程度上的不确定性,这是乌江流域临时性干旱的显著特点,它明显不同于干旱气候区。

2.2　土壤特征

乌江流域(贵州部分)碳酸盐岩的出露面积约 4.32 万 km^2,占流域面积的 64.81%。各种碳酸盐岩的化学成分不尽相同,在岩石风化和生物累积过程共同作用下形成的各种石灰土的性质也互有差异。

2.2.1　各类石灰土的化学性质,一般说具有下列共性。即有机质含量高,腐殖质组成中与钙结合的胡敏酸占优势,而游离的和三氧化合物结合的活性胡敏酸含量少;全 N 含量较高,其他矿质养分含量较低或中等水平;交换性盐基总量,阳离子交换量,盐基饱和度高(贵州省土壤普查办公室,1991)。从喀斯特石质山地人工造林和植被自然恢复的角度看,特别是从影响土壤水分状况的因素分析,石灰土具下列特点。

土层浅薄,土被不连续,石砾含量变化大。石灰土发育过程中,由于碳酸盐岩形成土粒的主要成分 SiO_2,Al_2O_3 和 Fe_2O_3 含量极低,而含量极高的 CaO,MgO 以及 CO_2 则在化学溶蚀中随水流失,故石灰土成土速度慢,土层极薄。初始期无典型土壤,仅是石灰岩风化残留物形成的少量细土与植物残落物和根系交织在一起腐解后形成数厘米厚的棕黑色的 Ao 或 Af 层,其下

即是成土母岩，土壤剖面构型为 Ao-D 型。幼年期石灰土一般仅 20 ~ 30cm，发育期可达 30 ~ 50cm（贵州省土壤普查办公室，1991）。我们调查的 123 个剖面统计，不同碳酸盐岩发育的土壤的平均岩石裸露率为 16% ~ 42%，土体石砾含量为 3.1% ~ 13.06 %（表 2）。典型调查表明，贵阳花溪纯质灰岩发育的低丘上，岩石裸露率为 53.7% ~ 85%，平均 68.3%。石缝、石沟、石洞、土面的土壤厚度分别为 18.3，19.0，15.0 和 20 ~ 50cm（朱守谦，1993）。德江县共和乡纯质灰岩荒山坡上，12 个测点的土壤厚度变化于 18 ~ 71cm，平均 31.9cm，岩石裸露率 64.81%。开垦的石灰土（大土泥）上，40 个测点的土壤厚度变化于 10 ~ 60cm，平均 33.3cm，岩石裸露率 20.51%。浅薄的土层，较高的石砾含量以及较高的岩石裸露率，是土壤中营养元素和水分贮量减少的主要原因，亦是造林和林木生长的障碍因子之一。

表 2 不同碳酸盐岩组发育的石灰土的水分物理性质

土壤物理性质		纯质灰岩	纯质白云岩	泥质灰岩	泥质白云岩
容 重	样本数	38	22	26	34
g/cm³	均 值	1.20	1.25	1.25	1.11
	标准差	0.14	0.12	0.12	0.17
	变异系数%	11.53	9.24	9.90	15.51
石 砾	样本数	39	22	28	34
含 量	均 值	4.2	11.4	3.1	13.1
%	标准差	5.31	16.49	5.27	15.38
	变异系数%	127	145	168	118
饱和含	样本数	33	17	25	33
水 量	均 值	45.77	41.21	40.58	49.97
重量%	标准差	11.24	9.75	11.04	13.90
	变异系数%	24.56	23.66	27.20	27.81
田间持	样本数	22	10	15	29
水 量	均 值	33.63	29.16	25.84	32.06
重量%	标准差	8.07	7.22	6.32	12.94
	变异系数%	24.00	24.75	24.45	40.37
最大毛管	样本数	31	17	25	33
持水量	均 值	40.70	34.07	34.66	42.34
重量%	标准差	9.80	7.91	6.62	13.28
	变异系数%	24.07	23.22	24.87	31.38
自然含	样本数	38	22	26	34
水 量	均 值	31.91	25.59	34.66	29.28
重量%	标准差	7.70	7.07	8.53	10.09
	变异系数%	24.14	27.64	29.43	31.48
渗透速度	样本数	13	12	6	18
mm/min	均 值	2.48	5.10	2.71	2.16
	标准差	2.65	2.04	3.59	2.36
	变异系数%	107	40	132	109
岩石裸	样本数	39	22	28	34
露 率	均 值	42	19	29	16
%	标准差	26.24	10.55	19.39	20.68
	变异系数%	62	56	66	130

2.2.2 土壤水分运动。水分在土壤中处于不断的运动之中，既有受重力作用向下运动补充地下水，也有受毛管力作用侧向或向上运动，通过毛管蒸发至大气。多数石灰土，特别是幼年土，剖面无 B 层，A 层直接与岩面相接触，而母岩常有较发达的裂隙、缝沟、管道、洞穴等，使土壤中的重力水极快地渗漏到地下水中，而地下水埋藏深，不能借毛管作用上升补给到土

体中。加之土层浅薄,贮水空间有限,这就极大地制约了土体中的贮水量。土体贮水量主要受制于土壤孔隙及土体厚度。基于上述,可以设想下雨时土体孔隙贮满水,多余重力水迅速补给地下水,雨后土体水分不断蒸发或被植物利用,在下一次降水前没有其他补给来源。较高的岩石裸露率导致土被不连续,又制约了土体内水分的侧向流动。这就是雨后数个晴日,土壤含水量迅速降低,旱象即告出现的根本原因。

2.2.3 持水量概算。各类石灰土孔隙的发育程度决定了其潜在贮水量的大小。有研究表明,石灰土的孔隙发育较砂岩、砂页岩、玄武岩等为低(喻理飞等,1991)。以表 2 数据为依据,概算不同碳酸盐岩发育的各种石灰土 40cm 土层中的饱和持水量为 203 ~ 222mm,田间持水量为 130 ~ 162mm。其中包含不可利用的吸湿水和膜状水等无效水。若假设永久萎蔫时土壤含水量 18% 为不可利用的无效水(实验研究表明,石灰岩上常见树种女贞、杜仲、滇柏出现永久萎蔫时的土壤含水量分别为 23.16%,22.23% 和 18.16%),其值为 80 ~ 90mm,那么石灰土 40cm 土层内植物有效利用水为 40 ~ 76mm,再去掉土壤中石砾所占空间,实际有效利用水仅为 39 ~ 73mm。根据 120 个土壤自然含水量测定值,其实际贮水量平均为 113 ~ 147mm,去掉无效水后为 23 ~ 61mm。根据连续晴天情况下土壤含水量变化的定位监测,夏季每天土壤含水量减少约 5 ~ 6mm。据此,各类石灰土的土壤有效水最多只能维持 7 ~ 14 天。自然含水量情况下,土壤含水量未达田间持水量时,只能维持 5 ~ 10 天,这就是岩溶石质山地土壤水分亏缺的症结和表达。可见这种水分亏缺主要不是源于降水不足,而是由于土体贮水能力低,同时又因土层浅薄、石砾含量高,孔隙发育差而进一步强化。

2.3 土壤水分动态

2.3.1 土壤水分动态特点

定点定时监测结果绘制的土壤含水量年度变化图表明,碳酸盐类岩石发育的石灰土含水量变化的主要特点是:①土壤含水量随降水量而变化,特别是表层(0 ~ 30cm),土壤含水量的年变化曲线与降水量年变化曲线高度吻合。表层土壤含水量变幅较大,深层则相对稳定。如花溪白云质灰岩发育的石灰土 10cm, 30cm, 50cm 土层含水量的变异系数分别为 12.32%, 10.19%和 9.09%。白云质灰岩堆积母质发育的石灰土相应深度的含水量变异系数为 11.07%,6.54%和 4.36%。这是因为表层水分输入输出通量大。②一年中,表层土壤含水量呈较明显的干湿交替。以 1994 年为例,以大于田间持水量 85% 的月份为高墒期,小于田间持水量 75% 的月份为低墒期,两者之间的为中墒期,对 0 ~ 30cm 土层含水量作墒情分析表明,全年 3 种类型石灰土有一个共同的高墒期即 5 月、6 月,低墒期出现时段有些差异,白云质灰岩发育的石灰土为 7 月、8 月、11 月,纯质灰岩发育的石灰土为 4 月、8 月、11 月,白云质灰岩堆积母质发育的石灰土为 4 月、7 月、8 月、9 月、11 月,其余月份为中墒期,这种墒情变化格局与当年雨季、春旱、夏旱和秋旱的时序相一致。同样方法对修文县白云岩发育的石灰土进行墒情分析,用 1994 年 7 月 ~ 1995 年 6 月在 6 个测点的平均值表明,4 月和 6 月为低墒期,9 月为高墒期,其余月份为中墒期。显然这与该测点雨量分配特点及海拔较高、空气湿度较大有关。③石灰土水分亏缺发生频率较高,持续时间较短,即临时性干旱很容易为频繁的降雨所解除。根据土壤含水量占田间持水量的百分率,参考水分胁迫实验研究中女贞、杜仲、滇柏 3 个树种萎蔫土

壤含水量,大致划分为3个亏缺等级。轻度亏缺为占田间持水量76%~85%,中度亏缺为占田间持水量66%~75%,严重亏缺为低于田间持水量的65%。1994年各类石灰土累计发生水分亏缺次数4~21次不等,持续时间多则15~30天,少则5~8天。土层深厚的土壤多为轻度到中度亏缺,浅薄土壤3种程度亏缺兼而有之。④土壤水分亏缺不是源于降水不足,而是由于土壤浅薄,土被不连续、土体石砾含量高(土壤绝对量少),贮水量低。所以,厚层土壤贮水量高,亏缺次数少,程度轻,持续时间短。薄土则反之。白云质灰岩堆积母质发育的石灰土,土体石砾含量高,重度亏缺期间土壤含水量已接近一些树种的萎蔫含水量。⑤不同类型石灰土水分亏缺发生的程度、次数、持续时间有很大差异。以1994年为例,花溪测点白云质灰岩堆积母质发育的石灰土水分亏缺程度最重,次数最多,全年累计达21次,包括6次轻度亏缺,11次中度和4次严重亏缺,每次亏缺持续时间少则5~7天,多则达30天,严重亏缺时土壤含水量仅为田间持水量的52.43%。白云质灰岩发育的石灰土水分亏缺程度相对较轻,次数较少,持续时间较短,全年共有7次轻度亏缺,2次中度亏缺,1次严重亏缺,是时土壤含水量降至田间持水量的61.55%。纯质灰岩发育的石灰土与其相近,但亏缺程度较其严重,土壤含水量曾低到接近常见树种萎蔫含水量。

2.3.2 连续晴天时土壤含水量变化

基于石灰土水分亏缺的频繁发生,历时较短,故有必要研究相邻两次降雨过程间,连续晴天情况下土壤含水量的变化。以花溪1994年4月为例,4月1日降雨1.8mm,4月21日降雨18.5mm,其间20天中仅4月10日降雨0.1mm,可谓20天连续无雨。测定结果表明(表3),连续晴天时土壤含水量变化总趋势是持续下降,降低的幅度表层大于深层。据花溪测点推算,50cm土层中平均每天减少5.64~6.24mm。模拟结果表明,含水量下降基本上是一个线性过程,线性模型的参数见表4。材料还表明,连续晴天条件下,土壤含水量下降特征与土层厚度关系较大。如花溪测点同为白云质灰岩发育的石灰土,土层厚75cm地段,含水量下降程度比土层厚50cm地段为轻。前者测定结束时4月20日,在10cm、30cm、50cm处土壤含水量比开始期4月2日下降了24.94%,18.94%和4.27%,而后者下降了40.09%,36.54%和15.95%。前者10~30cm平均含水量35.5%,为田间持水量的82.11%,为轻度亏缺。后者为26.4%,占田间持水量的61.55%,为重度亏缺。这也证明土层浅薄,土体贮水量低是导致石灰土水分亏缺的主要原因。材料还表明,地面有枯枝落叶覆盖的条件下,土壤含水量下降的程度要略低于裸露地段。如思南县有枯枝落叶覆盖地段连续晴天末期(7月13日)含水量比初期(7月1日)下降了63.84%,而裸露地段下降了65.06%。两地段土壤含水量下降线性模型的参数 b,前者为 -1.1687,后者为 -1.1867。

表3 连续无降水情况下土壤含水量变化

土壤类型及地点	土壤深度cm	土壤含水量(重量%) 4月2日	4月5日	4月8日	4月12日	4月20日	土壤类型及地点	测点序号	土壤含水量(重量%) 7月10日	7月13日	7月16日	7月19日	7月22日
白云质灰	10	41.38	38.26	39.66	32.31	24.79	纯质灰岩	1	22.01	18.49	15.48	11.35	7.69
岩发育的	30	42.01	40.32	39.86	36.07	26.66	发育的黑	2	22.73	18.23	5.21	12.19	8.22
黄色石灰	50	43.25	42.48	42.01	38.90	36.35	色石灰土	3	24.29	19.66	17.67	14.55	9.61
土 贵阳							思 南	4	24.04	21.37	18.57	14.68	9.85

注:测定年份为1994年。测定时间为一连续无降水时段。思南测点取样深度为20cm。

表 4 连续晴天条件下土壤含水量下降线性模型参数

地点	土壤	深度 cm	a	b	r	地点	土壤	部位	a	b	r
贵阳花溪	白云质灰	10	28.3364	-0.67100	-0.965**	思南	纯质灰岩	坡上裸露	25.1790	-1.1490	-0.991**
贵阳花溪	岩发育的	30	28.3494	-0.76731	-0.962**	思南	发育的黑	坡上覆盖	25.8850	-1.1690	-0.991**
贵阳花溪	黄色石灰土	45	33.1864	-0.5912	-0.989**	思南	色石灰土	坡下裸露	23.3467	-1.1867	-0.999**
贵阳花溪		10	40.7792	-0.8594	-0.882**	思南		坡下覆盖	23.4967	-1.1687	-0.997**
贵阳花溪		30	44.2009	-0.8592	-0.973**						
贵阳花溪		50	44.0116	-0.4064	-0.981**						

注:花溪点连续晴天 $x(1 \sim 19)$,思南点连续晴天 $x(1 \sim 13)$,含水量为 20cm 深处,裸露表示土面无覆盖,覆盖表示土面有枯枝落叶覆盖。

2.3.3 土壤水分的异质性

土壤是个异质体。同一地点，同一岩石发育的各种石灰土，含水量的异质性尤为突出。表现在水平方向上同一地点同一岩石发育的土壤由于所处小生境、微地形、土壤厚度等差异，其含水量差异极大。如花溪白云质灰岩上的 2 个测点(7 号、8 号管)，水平距离不足 5 m,1994 年内 8 号管测点出现 7 次轻度亏缺，2 次中度亏缺，1 次重度亏缺共 10 次，而 7 号管测点全年总共只有 4 次轻度亏缺。前者最低含水量为 26.4%,而后者为 32.84%，分别为田间持水量的 61.55% 和 75.85%。同一土层内土壤含水量变化幅度也有很大分异。8 号管测点 10cm 深度土层含水量变异系数为 12.32%,相邻 7 号管测点为 7.95%。花溪纯质灰岩发育的喀斯特丘陵上不同小生境中土壤湿度的差异及变化(朱守谦,1993),也很好地说明了这种异质性。作者在对茂兰喀斯特森林研究中对此也作过论述(朱守谦,1987)。喀斯特地区,特别在岩石裸露率高的地段,生境的离散性高,裸露的岩石分散了土被，隔断了各土块间水分的联系,这更加剧了土壤水分异质性。这种异质性造成不同地段土壤水分贮量的差异，这也就是喀斯特山地人工造林成活率高低不一,幼树生长情况优劣不一,由临时性干旱造成土壤水分亏缺程度不一，植株受害状况不一的原因所在。

实验研究还表明,石灰土地面有枯枝落叶覆盖或裸露时,土壤含水量的差异较大。思南县 1994 年 3 月至 1995 年 2 月共 31 个旬的测定材料表明,在坡上部和坡下部分别有 25 和 26 个旬的覆盖情况下含水量测值高于裸露地段。自然情况下，特别在喀斯特草坡,灌丛和灌丛草坡中,地面被枯枝落叶覆盖的状况不一，这也加剧了土壤水分的异质性。同时也表明,人工造林时,植苗穴表面用枯枝落叶等材料覆盖是改善土壤墒情,提高成活率和保存率的重要措施之一。

3 结 论

3.1 乌江流域具温暖湿润、降雨充沛、水热同季的湿润气候特征。各县皆有不同数量月份的蒸发量大于降水量的干燥期。蒸发量大于降水量的旬数和差值，远大于降水量大于蒸发量的旬数和差值。各县皆有降水量大于 100mm 的极湿期，潮湿季节内也间有蒸发大于降水

的干旱时期，这种湿润气候背景上形成的临时性干旱有别于干燥气候区的干旱。双旬滑动平均值曲线较清晰地表达了蒸发和降水匹配及干旱出现的时段和强度特征。

3.2 乌江流域石灰土具有良好的化学性质，反映有较高的自然肥力和生产潜力。但是土被不连续，土层浅薄，土体石砾含量高，使土壤中营养元素，特别是水分贮量减少，易造成水分亏缺，成为造林和林木生长的障碍因子之一。埋藏较深的地下水不能通过毛管力上升补充土壤水，是造成雨后数个晴天即出现土壤水分亏缺的原因所在。土壤贮水量概算表明 40cm 土层内植物可利用的有效水为 39 ~ 73mm。按生长季节土壤每天蒸发 5 ~ 6mm 计，只能维持 7 ~ 14 天。

3.3 一年中表层土壤呈较明显的干湿交替。高、中、低墒期的出现与降水分配，春、夏、秋旱出现时序一致。水分亏缺发生频率高，持续时间短，临时性干旱很容易为频繁的降雨所解除。不同类型石灰土临时性干旱的特征有明显差异。在连续晴天条件下，土壤含水量呈线性持续下降，下降幅度表层大于底层，薄土大于厚土，土面裸露地段大于枯枝落叶覆盖地段。土壤水分的异质性极高。

A STUDY ON WATER CHARACTERS TO KARST ROCKY HILLS IN WUJIANG RIVER

Zhu Shouqian　Wei Xiaoli　Zhu Xiaoke　He Jixing　　　An Qianning
(Forestry Department of Guizhou University)　　　(Research Institute of Forestry of Tongren)

Abstract

The study showed that the drought to Karst rocky hills in Wujiang River. Watershed was a temporal drought in humid climate background. The cause of the drought is not the water shortage, but low capacity of water holding of soil, which was limited by separated soil body, thin soil layer, more stony, poor porosity development and no supplying of underground water. The temporal drought had the characters of high frequency, short lasting time and more variety to water deficiency degree. Under a sunny day, the soil moisture content reduced in a straight line, with a great range of reducing, and high heterogeneity of soil moisture.

Key words: Karst rocky hill, Water character, Temporal drought, Wujiang River Watershed

茂兰喀斯特森林小生境特征研究

朱守谦　何纪星　　　　　魏鲁明　张从贵　陈正仁

（贵州大学林学系）　　　（茂兰国家级自然保护区管理局）

摘要：本研究根据小生境的成因、外部形态特征等划分了茂兰喀斯特森林小生境类型，计有石面，石缝，石沟，石洞，石坑，土面6种。实测法绘制了30幅小生境类型图。根据30个样地的实测材料用PCA和聚类分析划分了小生境组合类型，有土面-石面型，石面-土面型，石面-石缝型，石面-石沟型和石面型5种。小生境及其组合类型的分布与地形部位无相关。主要小生境类型的分布格局是随着取样面积增大，由均匀分布经随机分布变成集群分布。阐明了植物对小生境资源的利用特点，比较了茂兰和花溪两地小生境特征的异同。讨论了今后的研究方向和课题。

关键词：喀斯特森林　小生境类型　资源利用

各类碳酸盐发育的喀斯特地貌上的生境特征宏观研究较多，揭示了喀斯特生境具有岩石裸露率高，土被不连续，土层浅薄，土壤富钙，偏碱性等特征。作者曾从植被恢复和造林绿化的角度把贵州喀斯特区环境特征归纳为环境因子的利弊兼容性，生境的多样性和严酷性，水分亏缺的异质性和派生性、环境的脆弱性和改造的艰难性四大特点。并对黔中次生喀斯特森林的小生境类型、特征等做过初步研究（朱守谦，1993）。对茂兰喀斯特森林的研究也揭示了其森林组成树种复杂，生态类型多样与小生境的多样性有关（朱守谦，1987）。但有关小生境类型的划分，小生境类型的组合，其空间分布特征，植物对不同小生境资源的利用等研究尚有待完善和深入，特别是小生境类型划分的普遍性有待论证。围绕以水分为主的生境因子的综合评价，结合喀斯特树种水分生理生态的研究，对喀斯特区人工造林和植被自然恢复具有实际意义，且对喀斯特森林生态学学科的发展具有理论价值。

本研究以茂兰原生性较强的喀斯特森林为对象，着重研究了喀斯特森林生长基质岩石-土衫小生境的类型、特征及植物对小生境资源的利用，以期了解人类干扰破坏较少的自然情况下小生境的分化，植物与小生境相适应，协同发展和植物充分利用生境资源的特点和规律。

1 研究地点和方法

本研究在贵州省荔波县茂兰国家级自然保护区内进行,有关该自然保护区的自然地理,地质,地貌,土壤,植被等条件见文献(周政贤,1987)。

研究方法是在踏查的基础上,分别不同地形部位(山脊,鞍部,山坡上、中、下部,漏斗底部),坡度,正、逆向坡,岩石倾角等设置调查样地,面积 10m × 10m,实测各小生境类型的位置,形状,面积,并绘制小生境类型图(比例尺 1:50),同时调查各小生境类型上着生的植物种类、数量、高、径生长状况。选择典型天气,典型样地同步测定各种小生境类型的光照强度,地表(土壤)温度,地表层空气相对湿度,土壤含水量等,测定仪器为 ST-85 型自动量程照度计,7151 型半导体温度计,阿斯曼通风干湿表。引用植物生态学中多样性研究方法,用 Shannon-Wiener 多样性的信息度量公式测定小生境的多样性和均匀度,用 β 多样性测定公式 $\beta = S/\bar{a} - 1$ 测定样地生境的异质性。用方差均值比率及 t 检验判别各小生境类型的分布格局。

2 研 究 结 果

2.1 小生境类型、特征与组合

2.1.1 小生境类型与特征

小生境是小尺度的生境。生境特征的研究,常与其上着生的生物相联系,生物类别不同,生境的规模也异,故小生境的尺度具有相对性,也并无公认的统一标准。本研究对象是喀斯特森林小生境,它应该是在尺度上以长、宽方向上数十厘米至数米,在外部形态上可以明显区分的、在内涵上具有不同生态有效性的一个单元。其形成与喀斯特地貌发育,地表微形态和微地貌的变化,植物的生长发育,内外营力作用及人为干扰等密切相关。按照小生境的成因和外部形态特征(有土与无土,正与负地形,溶蚀剥蚀与堆积,长、宽、深三维尺度,土体构型等)可划分出石面,石缝(石隙),石沟,石洞,石槽(石坑),土面六种基本类型,与黔中(花溪)次生喀斯特森林小生境的划分结果一致。其形态特征,形成原因等在该文中已作全面叙述。茂兰喀斯特森林小生境类型及其特征见表 1。

值得指出的是:(1)小生境间互有联系。表现为如石隙在内外营力作用下可发展成石缝、石沟。裂隙本身生态有效性低,除少量根系可穿窜其间外,植物种子难以入侵发芽成活。石隙发展成石缝后,生态有效性提高,但仍因开口较窄,深宽比较大,接受种子发芽成苗的成功率较低。发展成石沟后,生态有效性激增,这也是石沟中着生植物数量、种类多的根本原因。从这个意义上说,喀斯特裂隙的发育是生境优劣的潜在质量的主要标志。凡产状平缓、层理较厚,

表1 茂兰喀斯特森林小生境类型及其特征

小生境类型	面积 m²	面积 %	外部形态 宽 cm	外部形态 深 cm	外部形态 深宽比	土壤特征 土层厚度 cm	土壤特征 剖面构型	土壤特征 枯落物厚度 cm
石面	2084.90	69.50				2~4.5 3.75	A_0-D	2.83
石沟	519.88	17.33	20~250 64.17	10~290 79.42	0.76~2.79 1.24	0.3~73 12.65	A_0-AD	12.24
石缝	90.91	3.03	7~160 32.34	40~480 144.35	2.5~6.09 4.22	1.48~25.51 12.27	A_0-D	15.42
石坑	32.26	1.07	65~135 93.00	25~220 86.40	1.22	1.30~20.38 11.71	A_0-AD	12.51
石洞	40.83	1.36	15~300 68.50	70~500 170.67	2.49	5.0~37.50 2.49	A_0-AD	11.74
土面	231.22	7.71				3.5~51.0 21.60	A_0-A-AB-D	5.20

表内数字根据30个样地3000m² 统计。宽、深等指标上行为幅度,下行为平均值。

使层面裂隙发育受抑,露出地表的裂隙较少,石缝石沟也少,生境就极为严酷。(2)石面是岩石溶蚀后残存少量杂质被冲刷,表面没有成片土壤,基岩直接露于地表的小生境。在茂兰更有大块基岩在内外营力作用下崩塌至坡下部,在崩塌原地和堆积处形成。除新鲜的崩塌面外通常表面粗糙度较大,流水长期溶蚀侵蚀,表面形成密布的纵横交错的裂隙或浅凹。石面亦可视为石面与裂隙、石缝、石沟构成的复合小生境。一些样地的石面上石缝的数量及宽度与深度见表2。

表2 石面上石缝的数量及宽度、深度

样地号	调查样线数	石缝密度 条/m	石缝密度 cm/m	石缝深度 cm 最大	石缝深度 cm 最小	石缝深度 cm 平均	石缝宽度 cm 最大	石缝宽度 cm 最小	石缝宽度 cm 平均
5	2	5.5	51.0	26.0	5.0	11.4	20.0	3.0	9.3
6	2	7.0	79.5	17.0	5.0	9.7	22.0	3.0	11.4
7	2	9.5	60.0	25.0	2.0	7.3	24.0	2.0	7.0
8	1	6.0	61.0	20.0	4.0	9.2	25.0	5.0	10.2
9	1	5.0	67.0	20.0	5.0	10.2	25.0	5.0	13.4
12	2	5.5	86.0	39.0	3.0	13.8	31.0	5.0	15.9
25	2	8.5	76.8	20.0	5.0	10.6	18.0	4.0	9.1
26	2	8.5	68.0	45.0	4.0	12.8	25.0	3.0	8.5
平均		6.9	68.7			10.6			10.6

郁闭森林环境下的石面小生境,很快为枯枝落叶所覆盖,形成具有种子发芽成苗的最低条件,通常以地衣、苔藓及一些蕨类植物生长较多。一些种子发芽后根系迅速生长、并沿裂隙、石

缝穿窜能力强的树种亦能生长。(3)石洞石坑(石槽)都是较稀见的小生境类型。石洞为溶蚀产物,开口近圆形或椭圆形,是岩石下层溶蚀管状通道在地质内营力作用下抬升到地表而成。石槽和石坑类似,形状略异,基底有石砾堆积,或有土壤覆盖,有时出现临时性积水。土面是相对较优的一种小生境类型,但土壤厚度的变化较大,典型样地土面土壤厚度变化见表3。(4) 30个样地 3000m^2 实测结果表明:石面生境总面积为 2084.9m^2,比例为 69.50%。30 个样地中面积比例最高的可达 90.89%,最低为 38.31%。石面面积比例 < 50%,51% ~ 70%,71% ~ 90%,> 90%的样地分别为 4,11,14,1 个,占 13.3%,36.6%,46.6% 和 3.3%。3000m^2 中石沟总面积为 519.88m^2,比例为 17.33%。30 个样地中石沟面积比例最高达 40.16%,最低为 4.02%。石沟面积比例 < 10%,11% ~ 20%,21% ~ 30%,31% ~ 40%的样地数分别为 8,12,6,4 个,占 26.6%,40.0%,20.0%和 13.3%。3000m^2 中石缝总面积为 90.91m^2,比例为 3.03%。最高面积比例达 19.31%,最低为 0.07%,有 6 个样地无此小生境类型。石坑和石洞都是稀少的小生境类型,其总面积分别为 32.26m^2 和 40.83m^2,比例为 1.07%和 1.36%。土面总面积为 231.22m^2,占 7.71%。30 个样地中 17 个样地无此小生境,占 56.6%。土面面积比例 < 10%,10% ~ 20%,> 20%的样地分别为 6,3,4 个,占 20%,10%和 13.3%。假如以石面、石沟、石缝面积的比例代表岩石裸露率,研究地区岩石裸露率平均为 89.86%,最高 98.05%,最低 42.51%。

表 3 典型样地(16 号样地)土面上土壤厚度变化

	测点数	均值	最大	最小	标准差	CV(%)
土壤厚度(cm)	20-	25.8	44.0	6.5	10.84	42.05
枯枝落叶层厚度(cm)	20	2.13	4.0	0.3	1.25	58.68

2.1.2. 小生境类型组合

喀斯特生境是各种小生境类型的镶嵌,各小生境类型的组合形成不同的组合类型,它们具有不同的严酷程度,对其进行深入研究可望加深对喀斯特生境的认识。

以样地为实体,各小生境类型的面积比例为属性,用聚类分析和主分量分析等多元分析手段,可实现对组合类型的划分(图 1)。两种分类的结果较接近,表明可以划分为如下几种组合类型。

Ⅰ. 土面 - 石面型。包括样地 14,16,其特点为土面比例高,分别为 56.11% 和

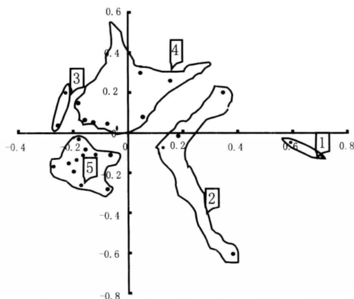


图 1 30 个小生境类型样地的 PCA 排序

51.87%,为 30 个样地之冠。石面比例为 39.35%和 42.21%。土面与石面比例合计为 94% ~ 95%。

Ⅱ. 石面 - 土面型。包括样地 5,7,15,2,其特点为石面比例占 48.00% ~ 63.47%,土面比例 11.43% ~ 30.55%,恰与类型Ⅰ相反。石面与土面比例合计为 70% ~ 89%。其中 2 号样地较为特殊含有 12.38%的土坑面积。

Ⅲ. 石面 - 石缝型。包括样地 6,27,其特点为石缝比例高达 19.43% ~ 27.32%,为 30 个样地之冠,石面比例 62.33% ~ 63.47%,石面、石缝面积比例合计 82.9% ~ 89.65%。

Ⅳ. 石面 - 石沟型。包括样地 4,8,11,17,25,29,12,13,20,26,23 共 11 个。其石面比例 41.96% ~ 74.03%,平均 65.66%。石沟比例 13.91% ~ 43.03%,平均 27.25%。石面与石沟比例之和为 85% ~ 100%,平均 93.16%。其中 8 号样地较特殊,含有 11.77%面积比例的石洞。

Ⅴ. 石面型。包括样地 1,18,19,3,10,22,30,21,9,28,24 共 11 个。其特点为石面的比例极高,平均为 84.20%,最高达 91.09%,其他类型面积比例较小。各类型的特征见表 4。

表 4 小生境组合类型及其特征

类型号	含样地号	名 称	各小生境比例 %				生境严酷度	
			石面	土面	石缝	石沟	平均	幅 度
Ⅰ	14,16	土面 - 石面型	40.78	53.99	0.06	4.03	0.55	0.47 ~ 0.63
Ⅱ	5,7,15,2	石面 - 土面型	58.93	20.69	0.31	14.73	0.76	0.61 ~ 0.90
Ⅲ	6,27	石面 - 石缝型	62.90	0.	23.27	11.07	0.89	0.88 ~ 0.90
Ⅳ	4,8,11,17,25,29,12,13,20,26,23	石面 - 石沟型	65.66	3.32	1.99	27.25	0.85	0.69 ~ 0.90
Ⅴ	1,18,19,3,10,22,30,21,9,28,24	石面型	84.20	1.76	1.79	11.65	0.92	0.88 ~ 0.96

可以看出,石面石沟型和石面型是研究地区最普遍的组合类型,其样地数占总数的 73%。各类型之间有逐渐过渡的性质,特别是石面石沟型和石面型的过渡性质更为明显。各组合类型的生境严酷程度不同。分别给定各小生境类型的严酷度权重为:石面 1.0,石缝 0.8,石沟 0.6,石洞 0.4,石坑 0.2,土面 0.0,权重越大严酷程度越高。以权重与小生境面积比例的乘积和为生境严酷度(1.0 ~ 0),计算结果表明石面型的严酷度为 0.92,土面 - 石面型的严酷度为 0.55,石面 - 石缝型的严酷度高于石面 - 石沟型和石面 - 土面型 。计算结果较好地表征各组合类型生境的严酷程度。

2.2 小生境的空间分布及生态因子特征

2.2.1 地形部位与小生境及其组合类型

分别不同地形部位归纳各样地,其特征见表 5。

表列材料表明,小生境组合类型的分布与地形部位没有相关,如分布最广的石面型Ⅴ,石面石沟型Ⅳ,几乎在各个地形部位均有出现。从各种小生境的分布来看,同样无明显规律可循。如石缝、石沟在各个地形部位出现,而且其密度(条/m^2,cm/m^2)和面积比例的分布也无明显规律可循。为数较少的石洞、石坑更是如此,这表明喀斯特区各种小生境空间分布的无序性。借用多样性指数来研究喀斯特生境的特征,Shannon-Weiner 指数表征小生境类型的多样

性，均匀度指数 J 表征小生境分布的均匀程度，β 多样性指数表征生境的异质性，计算结果见表 6。

表 5　不同地形部位小生境类型特征

地形部位	样地号	样地数	包含类型	石沟			石缝			石洞		石坑		土面	石面
				条/m²	m/m²	面积%	条/m²	m/m²	面积%	个/m²	面积%	个/m²	面积%	面积%	面积%
山脊山顶	4,20,11,19	4	Ⅳ、Ⅴ	0.10	0.275	26.35	0.04	0.094	2.47	0.018	0.32	0.007	0.46	2.33	68.08
鞍部	23,25,29	3	Ⅳ	0.16	0.476	30.77	0.007	0.007	0.14	0.020	0.45	0.023	1.13	6.65	60.85
坡上部	6,10,26,28	4	Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ	0.09	0.298	16.56	0.03	0.117	5.33	0.008	1.13	0.010	0.35	0	76.63
坡中部	7,22,21,30,24,16,13,12,14	9	Ⅰ、ⅡⅣ、Ⅴ	0.09	0.231	11.51	0.04	0.073	2.69	0.039	1.46	0.014	0.58	14.66	69.16
坡下部	1,3,9,15,18	5	Ⅱ、Ⅴ	0.04	0.163	9.10	0.02	0.063	1.26	0.020	1.62	0.008	1.00	9.57	77.46
洼地漏斗底	2,5,8,17,27	5	Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ	0.07	0.292	19.64	0.05	0.262	5.77	0.018	2.42	0.012	3.23	6.18	62.75

表 6　不同地形部位小生境的多样性指数和均匀度

地形部位	样地数	α 多样性指数				β 多样性指数				均匀度指数 J			
		最大	最小	平均	CV%	最大	最小	平均	CV%	最大	最小	平均	CV%
山顶山脊	4	1.3683	0.8676	1.0723	17.43	0.6000	0.0000	0.3760	61.10	0.9719	0.3737	0.6239	36.93
鞍部	3	1.4839	1.0498	1.2406	14.60	0.6667	0.4706	0.5834	14.18	0.6391	0.5116	0.5585	10..25
坡上	4	1.4539	0.5239	0.9270	36.39	0.6000	0.1111	0.3565	60.33	0.7270	0.4020	0.5290	23..09
坡中	9	1.3042	0.7428	1.0873	16.54	0.8182	0.1111	0.4751	47.65	0.6521	0.3199	0.5011	22..69
坡下	5	1.7314	0.5715	0.9823	42.28	1.0000	0.5385	0.7865	19.39	0.7457	0.2858	0.4308	38.39
底部	5	1.5334	1.0903	1.3452	11.31	0.6667	0.2903	0.4705	26.73	0.7665	0.5452	0.6342	12.52

可以看出，从小生境的多样性来看，漏斗或洼地底部最高，鞍部次之，坡上部最低，坡中、下部及山脊恒近。从小生境的均匀度来看，漏斗或洼地底部和山脊最高，鞍部次高，坡下部最低，坡上、中部居中。从生境的异质性（β 多样性）看，坡下部最高，鞍部次之，坡中部和洼地漏斗底部居中，坡上部和山脊最低。看来这些特征随地形部位的变化亦无明显规律可循，也意味着其分布有较大的随机性或无序性。作者过去的研究表明，茂兰喀斯特森林 61 个树种中，随机分布占 63.94%，集群分布占 36.06%，其原因之一是各小生境类型分布的随机性和离散性（朱守谦，1997），与本研究的结果相一致。

2.2.2. 小生境的分布格局

借用植物种群分布格局研究的方法，以样地为单元，每个样地依相同方法抽取出 5 个不同面积的小样方（1×1m，2×2m，3×3m，4×4m，5×5m）30 个样地共计 150 个小样方。以样方中主要小生境类型（不包括石洞、石槽）的面积为属性，用方差均值比率法 t 检验来判断其分布格局类型及随取样面积变化格局类型的变化，结果见表 7。表列材料表明，主要小生境类型（除土面）在 $1\times1m^2$ 的条件下，均是均匀分布。随着取样面积的增大，分布格局先后由均匀分布变为随机分布和集群分布。土面小生境在 $1\times1m^2$ 取样面积下为随机分布，随取样面积扩大变为

集群分布。各主要小生境类型的相关分析表明,土面和石面、石沟、石缝之间有明显的负相关,表明土面与这些小生境之间此消彼涨的相关关系。

表7　小生境类型的分布格局

小生境类型 \ 样方面积	1×1 m²	2×2 m²	3×3 m²	4×4 m²	5×5 m²
石　面	均　匀	均　匀	均　匀	随　机	随　机
石　缝	均　匀	随　机	集　群	集　群	集　群
石　沟	均　匀	随　机	集　群	集　群	集　群
土　面	随　机	集　群	集　群	集　群	集　群

2.2.3　小生境的生态因子特征

各小生境因其表面几何形状即三维尺度不同,接受光照、热量不同,相对湿度特征和水分丧失潜在条件各异,表征其生态因子综合的特征和生态效应各异。喀斯特区水分临时性亏缺常是植物生长,生产力形成的制约因素。作者选择典型天气对各小生境类型的小气候特征进行了测定,以雨后连晴6天的测定为例,其变化如图2所示。

可以看出从石面到石缝、石洞光照强度,温度,相对湿度,土壤含水量呈现规律性变化。显然对于水分亏缺而言各种负地形的胁迫程度相对较轻,而石面则最为严重,土面与其相差不大。这是植物能较好利用石沟石缝等负地形的基础。同一天气条件下,对石缝小生境的梯度观测表明。表面的光强为1660~1720lx,而距地面200cm处光强仅为100lx。表面枯落物层的温度为22℃左右,而底部(420m深)处仅为12.8~14℃。表面土壤含水量为58.76%,而底部达290%。这些特征与前述是相一致的。

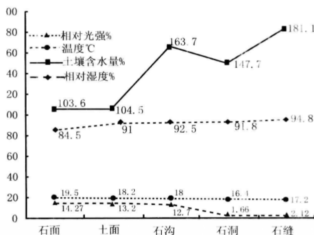


图2　各小生境类型的生态因子特征

2.3　植物对小生境资源的利用

总体上说,喀斯特区生境是严酷的,但决非不具有植物生存的条件,在植物与环境长期协同进化过程中,植物能不同程度地利用各种不同严酷程度的小生境,包括严酷的无土的石面生境。反之,不同生境类型对植物的生态有效性也不尽相同。调查表明3000m² 样地中共有高100cm以上的乔灌木树种218种,3093株,其分配比例是石面177种1788株,占总株数的57.81%,石沟122种766株,占总株数的24.77%,石缝14种47株,占总株数的1.52%,土面

89 种 444 株，占总株数 14.35%，石洞、石坑分别为 8 种 15 株和 11 种 33 株，占总株数的 0.37% 和 1.02%（表 8）。

表 8 植物对小生境资源的利用

	石面	石沟	石缝	土面	石洞	石坑	小计(平均)	
面积(m^2)	2084.9	519.9	90.9	231.2	40.8	32.3	3000	
植物种数(种)	177	122	14	89	8	11	218	
种密度(种/m^2)	0.08	0.23	0.15	0.38	0.20	0.34		0.07
植物株数(株)	1788	766	47	444	15	33	3093	
%	57.81	24.77	1.52	14.35	0.48	1.07	100	
株密度(株/m^2)	0.86	1.47	0.15	1.92	0.37	1.02		1.03
幼树数量(株)	669	197	20	97	6	7	996	
幼树密度(株/m^2)	0.32	0.38	0.22	0.42	0.15	0.22		0.33
树木平均高(m)	5.84	5.00	5.28	4.47	5.35	5.74		
树木平均胸径(cm)	5.83	4.82	4.82	3.52	5.64	5.85		

表列材料为 30 个样地的总数(只统计高 1m 以上的个体)。

就种密度而言，以土面最高，达 0.38 种/m^2，依次为石坑(0.34 种/m^2)，石沟(0.23 种/m^2)，石洞(0.20 种/m^2)，石缝(0.15 种/m^2)，以石面最低(0.08 种/m^2)。以株数密度而言，则以土面最高(1.92 株/m^2)，依次为石沟、石坑、石面、石洞和石缝。土面上种密度和株数密度较高是显而易见的。具重要生态意义的是石面石沟等严酷生境中亦有较多的物种和较高的密度，这表明这些地区植被自然恢复的巨大潜力。这些小生境上树木的平均高度和平均地径粗度相差不大，且以石面上的为最大，土面上的最低，从一个侧面反映了石面生境的利用度较高。表 9 列出了数量最多的 28 个树种在不同小生境中的比例，表明这些树种在石面石沟生境中均有分布，在土面生境中多数植物有分布，而在石缝、石洞、石坑生境中则少数有分布。这表明了不同植物对小生境利用程度不同。

表 9 不同小生境内主要植物的株数及比例

植物名称	石面	石沟	石缝	土面	石洞	石坑	小计
核果木(*Drypetes indica*)	148/85	22/13	1/<1	3/2	0	0	174/100
密脉木(*Myrioneuron* sp)	51/37	41/30	3/2	34/25	1/1	7/5	137/100
荔波瘤果茶(*Camellia rubimuricata*)	37/32	42/37	0	36/31	0	0	115/100
卫矛(*Euonymus alatus*)	52/57	17/18	0	20/22	2/2	1/1	92/100
黄绵木(*Metadina trichotoma*)	49/69	16/23	3/4	3/4	0	0	71/100
罗伞(*Brassaiopsis* sp.)	25/39	8/13	0	31/48	0	0	64/100
粗丝木(*Gomphandra molliz*)	26/43	16/27	0	17/28	0	1/2	60/100
九里香(*Murraya paniculata*)	28/51	14/25	0	11/20	0	2/4	55/100

续表

植　物　名　称	石面	石沟	石缝	土面	石洞	石坑	小计
多脉榆(*Ulmus castaneifolia*)	45/94	3/6	0	0	0	0	48/100
黄皮(*Clausena* sp.)	28/67	13/31	0	1/2	0	0	42/100
鹅掌柴(*Schefflera octophylla*)	27/67	12/29	0	2/4	0	0	41/100
海桐(*Pittosporum* sp.)	34/83	6/15	0	0	0	1/2	41/100
密花树(*Rapanea neriifolia*)	23/56	14/34	0	4/10	0	0	41/100
火焰花(*Phlogacanthus* sp.)	32/78	6/15	2/5	1/2	0	0	41/100
青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)	24/65	12/32	0	1/3	0	0	37/100
岩柿(*Diospyros dumetorum*)	30/83	4/11	0	2/6	0	0	36/100
圆果化香(*Platycarya longipes*)	28/80	7/20	0	0	0	0	35/100
小叶女贞(*Ligustsum quihoui*)	31/97	1/3	0	0	0	0	32/100
石岩枫(*Mallotus repandus*)	12/39	5/16	1/3	13/42	0	0	31/100
泡花树(*Meliosma* sp.)	22/71	8/26	0	1/3	0	0	31/100
红翅槭(*Acer fabri*)	18/60	12/40	0	0	0	0	30/100
山茱萸(*Cornus officinalis*)	14/47	6/20	1/3	9/30	0	0	30/100
夹竹桃(*Nerium* sp.)	18/66	5/19	3/11	0	0	1/4	27/100
球核荚蒾(*Viburnum propinquum*)	16/61	10/38	0	0	0	0	26/100
樟叶槭(*Acer cionnamomifolium*)	19/79	3/13	1/4	1/4	0	0	24/100
蚊母树(*Distylium racemosum*)	7/29	9/38	0	8/33	0	0	24/100
窄叶石楠(*Photinia* sp.)	7/32	12/55	0	3/14	0	0	22/100
革叶铁榄(*Sinosideroxylon wightianum*)	9/90	2/10	0	0	0	0	21/100

* 数据为 30 个样地内各小生境类型着生的主要植物的总株数及比例。

2.4　与黔中(花溪)喀斯特森林小生境的比较

用相同的方法对两地喀斯特小生境进行研究,比较其结果表明:

2.4.1　小生境类型划分结果一样。共有石面、石缝、石沟、石坑(槽)、石洞、土面 6 种,说明这种划分结果有一定普遍意义,小生境类型的组合,亦是以石面－石沟型和石面－土面型为主,显然茂兰的类型组合较多一些。

2.4.2　茂兰的土面小生境比例低于花溪,而其余各种小生境的比例高于花溪。

2.4.3　花溪小生境类型的多样性略高于茂兰,均匀度略低于茂兰,生境的异质性(β 多样性)亦是花溪略高于茂兰。这种差异与茂兰石面比例较大有关。

2.4.4　两地小生境的分布格局有相同的变化趋势,随取样面积的增大,均是由均匀分布经随机分布变为集群分布。土面小生境与石面、石沟小生境呈负相关,两地是一致的。

2.4.5 两地植物对小生境资源的利用趋势是一致的，表现为各类小生境中都有树木生长，但对不同小生境的利用程度不尽相同，表现为石面小生境中植物株数的比例茂兰(57.81%)高于花溪(32.6%)，石沟、石缝小生境中植物株数比例则反之，花溪的(40.1%和7.5%)高于茂兰(24.8%和1.5%)，而土面生境中植物的株数比例相近(13.25%和14.4%)。

2.4.6 相似典型天气条件下光照强度、土壤含水量、地表温度及空气相对湿度等生态因子的变化趋势类同。

3 讨 论

3.1 喀斯特森林小生境的形成是地质内营力和外营力共同作用的结果，而地面不同植被覆盖也影响其形成过程。黔中与茂兰的对比研究表明，小生境类型的划分具普遍性和一致性，这与小生境形成的作用力一致有关，而各类小生境的面积比例却有较大差异，岩性不同可能是主要原因之一。茂兰研究地区的基岩是纯质白云岩，黔中(花溪)调查研究区的基岩是碳酸钙含量较多的石灰质白云岩和纯质石灰岩。对于多种碳酸岩(如泥质灰岩、纯质灰岩、白云质灰岩等)上小生境分化的研究可以更全面地了解小生境类型及其形成过程与岩性的关系。

石漠化形成的主要特征是岩石裸露率的提高，然而野外观测表明，较高岩石裸露率情况下，不同小生境的组合类型并不相同，相应的生境严酷程度也不相同，这导致石漠化地段植被恢复的困难程度亦异，很值得进一步深入研究。

3.2 喀斯特生境的严酷性已为人们所熟知。本研究揭示的植物对不同小生境资源的利用，却显示了这些地区植被恢复的可能性和潜力。特别是在茂兰原生性较强的喀斯特森林中，植物与生境的协调表征其对资源利用的特点，显示出依靠天然更新植被自然恢复的巨大潜力。当前技术、经济条件下，人们对石面、石缝、石沟等小 生境的利用程度有限，人工造林常不涉及这些小生境 。特殊条件下才采用高成本的爆破整地客土造林。而天然更新却较充分地利用了这些小生境，特别是在森林环境未遭彻底破坏的地段成效更好。植物对各种小生境资源的利用特点为喀斯特岩石裸露率较高的地段植被恢复的可能性和途径、方式确定提供了理论依据。

3.3 人为干扰下喀斯特区生态环境恶化，石漠化是一个典型过程。石漠化可视为生态逆向演替的极端，生境严酷性极大，植被恢复难度大。假如仅以岩石裸露率高，无土少植被覆盖作为石漠化的主要标志，本研究却呈现另一种“石漠化”的景观，它具有岩石裸露率极高、无土或基本无土，然而植被覆盖率高，甚至有结构较为复杂的森林覆盖。显然，两者是有明显区别的。前者是人为干扰，植被破坏，生境退化的结果，后者则基本上没有人类活动破坏，颇具“原生性”的景观特征。这意味着石漠化的情况较复杂多样，研究空间很大，需要从多视角多层面进行界定，需要进行系统的研究，科学的分类，要制订一套完整的石漠化的评价指标体系，据此，才能使喀斯特生态环境保护，石漠化防治和石漠化地区植被恢复等具有坚实的理论基础。

A STUDY ON MICROHABITATS TO KARST FOREST IN MAOLAN

Zhu Shouqian　He Jixing
(Forestry Department of Guizhou University)
Wei Luming　Zhang Conggui　Chen Zhengren
(Management Bureau of Maolan National Nature Reserve)

Abstract

The microhabitats of Karst forest in Maolan are divided into 6 types according to microhabitat forming and exposing morphology, which are stony surface, stony crevice, stony gully, stony cave, stony pit and soil surface. 30 maps of microhabitats are drawn. According to the materials measured in field, 5 combining types of microhabitats such as soil surface to stony surface, stony surface to soil surface, stony surface to stony crevice, stony surface to stony gully and stony type are divided using PCA and clustering analysis. The microhabitat and combining types distribution is not related with landform positions. The distribution pattern of microhabitat shows the evenness to random and to clustering distribution as the sampling area increasing. The characters of microhabitat used by plants are expounded and a similarity or difference of microhabitats between Huaxi and Maolan is compared. The studying direction and project in future are discussed.

Key words: Karst forest, Microhabitat type, Resource utilization

乌江流域岩溶山地立地因子分析*

高华端　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：本文通过对乌江流域碳酸盐岩区各种立地因子、土壤性质特征的调查，利用方差分析、多重比较、模糊聚类及主成分分析等数学手段，研究岩溶宜林石质山地的主要立地因子与土壤性质特征间的关系，研究其共性与异性，分析了各种立地因子对岩溶宜林石质山地植被恢复与造林的制约作用，为立地分类与评价的研究作了铺垫。

关键词：乌江流域　岩溶宜林石质山地　立地因子

乌江流域造林困难地段主要集中于碳酸盐岩石区，即岩溶宜林石质山地，对这些地区的造林技术研究、造林规划设计、综合开发利用关系着乌江流域的经济发展及生态环境的改善。为了在碳酸盐岩区发展林业，恢复植被，研究其立地自然属性、地块的空间分异规律成为重要课题。立地因子的分析研究是立地分类及质量评价的基础，在乌江流域岩溶宜林石质山地植被恢复与造林技术研究中有着重要的意义。

1　资料来源及处理

利用流域内碳酸盐岩区野外调查收集的立地调查材料及土壤剖面调查数据，建立乌江流域立地因子信息数据库，记录各调查地块的因子及其发育的土壤性状材料，就已收集的 278 个土壤剖面的调查数据做标准化处理及分类统计，进行方差分析、多重比较，考察各立地因子在立地系统中效应及制约层次，筛选出立地主导因子。

2　立地因子及分析

立地因子是控制地块属性的自然地理因素的集合，它们是客观存在的实体，既构成了立地

* 本文主要内容曾发表于《山地农业生物学报》，1999，18(4)。

2 立地因子及分析

立地因子是控制地块属性的自然地理因素的集合,它们是客观存在的实体,既构成了立地本身,也决定了立地的性质。由于地块应用目的的不同,各种立地因子的重要性差异就显示了出来。

岩溶宜林石质山地造林所关心的是地块的造林困难程度,即造林施工的可行性、造林的成活情况及林木的生长状况。显然,与造林难易程度相关的立地因子很多,如气候条件中的降雨量、降雨季节分配、热量条件、风向、风速、日照、积温等;地学的地质构造、岩石性质、地形地貌、水文地质特征、土壤性状及小生境等。气候、海拔、大中型地貌、岩性、坡度、坡位、坡向、坡形、坡性、基岩裸露率(土体连续性)等因子在不同的制约层次上及范围内对岩溶宜林石质山地立地都有一定的影响。

2.1 气　　候

气候因子是区域性、大尺度的立地分类要素之一,在乌江流域其分异明显,不论是降雨、气温、日照、霜期等因子还是季节性分布规律,或因子的配合状况,在上、中、下段均体现出明显的差异性(表1),影响着各流域段造林树种的选择及造林技术措施的应用,在宏观上影响碳酸盐岩区立地的造林困难程度,是立地分类的主导因子之一。

表1　乌江流域各段气候特征

气象因子	流域各段平均值		
	上段	中段	下段
年均温(℃)	13.20	14.23	16.00
大于10℃的天数(天)	214.68	226.98	243.15
大于10℃积温(℃)	3836.20	4269.83	5003.50
日最高气温大于30℃天数(天)	13.02	17.58	72.48
日最高气温小于0℃天数(天)	33.702	9.07	15.93
霜期(天)	108.71	90.64	73.49
雹日(天)	2.18	1.54	0.78
日照时数(小时)	1421.37	1256.75	1158.71
4~10月干燥度	0.62	0.63	0.75
年降水量(mm)	1142.03	1222.09	1164.61
4~10月降水量(mm)	1025.03	1075.62	992.22
4~10月最大一次连续降水量(mm)	295.19	239.08	236.98

2.2 岩　　性

碳酸盐岩石属海相化学岩或生物化学岩类,其矿物成分主要为方解石及白云石,次要矿物

为黏土矿物、炭质及硅质等。由于岩石的形成时代、形成环境的差异,其矿物成分有明显的不同,对立地的植被恢复与造林困难程度而言,岩石中黏土矿物的含量控制着其分布区立地的质量。岩石风化成土、形成地形地貌的过程受岩石类型的影响,不同碳酸盐岩石成土形式、成土速度、土壤发育规律、地貌特征、土壤性质及土层分布状况均存在差异,从而控制着立地的植被恢复与造林困难程度。一般而言,碳酸盐岩石分为石灰岩、白云质灰岩、灰质白云岩、白云岩、泥灰岩、泥质白云岩、硅质白云岩、硅质灰岩、生物灰岩、砂质白云岩、砂质灰岩等。根据乌江流域内这些岩石的分布特征及岩石成土性能、生态特征的差异,从实用的角度出发,将分布面积少、空间分布规律性不强、野外不易识别、图面不易表现的类型向其端员岩石合并,把白云质灰岩、生物灰岩、硅质灰岩及纯灰岩类归为纯灰岩岩组,灰质白云岩、硅质白云岩、砂质白云岩及纯白云岩归为纯白云岩岩组,而泥灰岩和泥质白云岩则分别为泥灰岩岩组及泥质白云岩岩组。

2.2.1 各岩组发育土壤的主要物理性质特征

据全流域 278 个土壤调查剖面的测定与统计分析,各碳酸盐岩岩组发育的土壤主要物理性质如表 2。从表中可以看出,碳酸盐岩石发育的土壤有一定的共性、容重为 1.00 ~ 1.30g/cm^3,最大持水量 31% ~ 55%,自然含水量 20% ~ 35%,土层厚度 35 ~ 65cm, A 层石砾含量变化大,在 0% ~ 20%,B 层石砾含量主要在 2% ~ 8%之间。同时,不同岩性有自身的规律:各岩组 A 层石砾含量均随坡度等级的增大而增大,反映出不同地形坡度上 A 层土的结构差异,同时也体现出土壤成熟度的不同;在土层厚度方面,坡度等级没有多大影响,这主要是由于岩溶地貌地表微地形犬牙交错、起伏不平所造成,坡度等级的变化只影响土体连续性而不造成土层厚度变化;表 2 还反映出泥质类碳酸盐岩石最大持水量较高。这说明岩石差异在某些土壤物理性质方面的影响是比较明显的。

表 2 不同碳酸盐岩岩组主要土壤物理性质

坡度	岩性	容重 (g/cm^3)	最大持水量 (%)	自然含水量 (%)	土层厚度 (cm)	A 层石砾含量 (%)	B 层石砾含量 (%)
缓坡	纯白云岩岩组	1.26	39.44	34.22	53.47	4.22	3.13
	纯灰岩岩组	1.39	31.73	28.09	50.65	5.22	5.65
	泥灰岩岩组	1.22	42.07	21.57	51.50	4.44	5.00
	泥质白云岩岩组	1.32	34.23	23.09	51.55	3.75	1.25
斜坡	纯白云岩岩组	1.29	35.25	30.65	50.00	6.94	10.16
	纯灰岩岩组	1.23	36.46	33.81	66.90	5.25	5.00
	泥灰岩岩组	1.03	32.53	23.43	42.23	5.00	3.33
	泥质白云岩岩组	1.11	43.23	28.63	36.43	16.57	7.86
陡坡	纯白云岩岩组	1.35	38.44	30.86	55.90	8.31	7.66
	纯灰岩岩组	1.27	38.38	30.09	62.29	6.04	6.88
	泥灰岩岩组	1.25	43.35	29.83	60.89	3.89	2.78
	泥质白云岩岩组	1.06	53.79	33.34	40.22	17.50	3.89

注:缓坡小于 15°;斜坡 15° ~ 25°;陡坡 25° ~ 35°。

2.2.2 各碳酸盐岩组影响土壤物理性质的差异性分析

在不同碳酸盐岩组上做大量土壤剖面调查,收集各种与立地造林困难程度有关的土壤物理性质资料,经方差分析、多重比较后得表3结果。由表3的差异性检验可知,不同特征量、不同岩组间差异程度不一。对于容重,仅在陡坡时,纯白云岩岩组与泥质白云岩岩组、纯灰岩岩组与泥质白云岩岩组间差异性显著,其余岩组间差异不显著;对于最大持水量,仅当坡度等级为陡坡时,纯白云岩岩组与泥质白云岩岩组、纯灰岩岩组与泥质白云岩岩组间差异性显著;对土层厚度,斜坡时,纯灰岩岩组与泥灰岩岩组、纯灰岩岩组与泥质白云岩岩组间差异性显著;对于B层石砾含量,任何条件下,岩组间差异性均不显著。同时也体现出坡度因子的重要性。

由此可见,碳酸盐岩石形成的土壤有极强的共性。在一定条件特别是平缓低洼地形部位,各岩组发育的土壤没有本质上的差异。但另一方面,对于地形较陡的岩溶山地,岩组间的差异性体现出来,主要影响土壤A层石砾含量、土层厚度、最大持水量及容重。从表3还可以发现,在四类碳酸盐岩石中,泥质白云岩岩组为影响造林困难程度的端员岩组,在主要土壤物理性质方面体现出与其余岩组的明显差异,而纯灰岩岩组、纯白云岩岩组与泥灰岩岩组发育的土壤性质较相近。

表3 不同坡度等级不同岩组对各土壤物理性质特征量的差异性检验

岩性组合	容重			最大持水量			自然含水量			土层厚度			A层石砾含量			B层石砾含量		
	缓坡	斜坡	陡坡	缓坡	斜坡	陡坡	缓坡	斜坡	陡坡	缓坡	斜坡	陡坡	缓坡	斜坡	陡坡	缓坡	斜坡	陡坡
纯白云岩岩组 | 纯灰岩岩组	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
纯白云岩岩组 | 泥灰岩岩组	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
纯白云岩岩组 | 泥质白云岩岩组	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
纯灰岩岩组 | 泥灰岩岩组	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
纯灰岩岩组 | 泥质白云岩岩组	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-
泥灰岩岩组 | 泥质白云岩岩组	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-

注:缓坡小于15°,斜坡15°~25°,陡坡25°~35°;"-"表示差异性不显著,"+"表示差异性显著。

2.2.3 各类岩组的生态特性

乌江流域四类碳酸盐岩岩组各有不同的生态特性及成土性能,在植被恢复与造林困难程度方面的差异性明显。其土壤剖面特征及主要物理性质见表4、表5。

表4 各碳酸盐岩组发育的土壤剖面特征

岩组	平均土层厚度(cm)	A层厚度(cm)	A层石砾含量(%)	基岩裸露率(%)
纯灰岩岩组Ⅰ	20~40	10~30	<5	25~50
泥灰岩岩组Ⅱ	30~53	5~20	<5	25~45
纯白云岩岩组Ⅲ	40~62	15~30	5~15	15~30
泥质白云岩岩组Ⅳ	40~60	10~25	5~15	10~20

表5 各碳酸盐岩组发育的土壤主要物理性质(%)

指标	岩组			
	纯灰岩岩组	泥灰岩岩组	纯白云岩岩组	泥质白云岩岩组
砂粒	18.69	10.22	22.95	14.37
粉砂粒	46.94	48.88	49.74	50.30
黏粒	34.36	40.90	27.31	35.33
非毛管孔隙度	2.5~9	3~9	3~10	3~13
毛管孔隙度	40~55	35~55	35~45	35~53
最大持水量	35~60	30~50	30~50	36~60
土壤排水率	10~17	10~17	13~19	12~23

纯灰岩岩组:岩石结构致密、方解石含量高,易受溶蚀形成岩溶地貌,地表粗糙度大,地形起伏参差,多有溶槽、溶沟、石芽、石脊、洼地、漏斗、落水洞、峰林、峰丛、坡立谷等岩溶地形。成土过程中以化学溶蚀风化为主。由于岩石的不溶残渣含量低,成土速度慢且多为异地沉积。形成土体结构特殊,一般为A-B-D型或A-D型,无过渡性的半风化层,土体与基岩成突变型接触。平均土层厚度20~50cm,分布零星,在负地形上土层较厚,石砾含量小,基岩裸露率25%~50%,土体连续性差。土壤黏粒含量高,毛管孔隙度大(40%~55%),而非毛管孔隙度小(2.5%~9%)。土体下部基岩无风化裂隙,但有较发育的构造裂隙及层间裂隙,地表水及土壤水极易通过这些裂隙转变为较深的地下岩溶水,土体抗临时性干旱能力弱,造林困难程度较高。

泥灰岩岩组:与纯灰岩岩组相比,泥灰岩岩组岩石结构较为粗糙疏松,泥质含量高,在化学溶解风化的同时伴随崩解式的物理风化,岩溶化程度较低,但仍可形成各种岩溶地形。地表粗糙度不如纯灰岩岩组高。物理风化加速了土壤的形成过程,成土速度快且土层较厚、较连续,

土体剖面构造多为 A-B-D 型,同时也有 A-B-C-D 型。土体与基岩间有一定程度的风化裂隙,其水文地质条件较好。平均土层厚 30 ~53cm,石砾含量不高,基岩裸露率 35%左右。土壤黏粒含量较高(40.90%),非毛管孔隙度 3.9%,毛管孔隙度 35%~55%,与纯灰岩岩组无太大差别。在植被恢复与造林方面,其质量比纯灰岩岩组高。

纯白云岩岩组:岩石主要由白云石组成,可溶蚀性没有石灰岩类强。在溶蚀过程中,因物理风化影响,不均匀性溶蚀较为明显,岩石表面形成纵横交错的刀砍状构造。纯白云岩区的岩溶地貌不如石灰岩区典型,地表完整性稍好。岩石形成土壤时,物理风化与化学风化同时进行,成土速度较纯灰岩岩组快,土体较连续(基岩裸露率 15%~30%),但土层极为浅薄。土体剖面结构多为 A-B-C-D 型,石砾含量较高(A 层 10% 左右),严重影响造林困难程度及植被恢复的可能性。在土壤质地方面,砂粒含量为四类碳酸盐岩石中最高者(22.95%),而黏粒含量最低(27.31%),非毛管孔隙度 3%~10%,毛管孔隙度 35%~45%,最大持水量 30%~50%。显然,其发育的土壤性质与前两种岩组有较大差别。造林困难程度很高。

泥质白云岩岩组:岩石主要由白云石和黏土质矿物组成,与前面岩组相比,结构较为粗糙。岩溶地形以峰林、峰丛、孤峰等中型地貌为主,岩溶微地形不很发育,地表完整性较好,具有常态地貌的某些性质。岩石风化形成土壤时,以强烈的物理风化(主要为差热风化)为先导,与化学溶蚀共同作用,成土速度快,形成土层较厚且连续性好,半风化层深,石砾含量高,土壤剖面一般成 A-B-C-D 型,土体与基岩间过渡段风化裂隙发育,水文地质条件较好。土壤中粉砂粒含量高(50.30%),黏粒占 35%左右,孔隙性与水分物理性质与前面岩组相比分异不大。本岩组是碳酸盐岩区立地质量较好的地段。

由上述分析可知,碳酸盐岩区的四种岩组在岩石生态特性及成土性能上都有差别,从而对植被恢复与造林的影响也很明显。总的看来,这四类岩组在植被恢复与造林方面的困难程度由难到易有下列趋势:

纯白云岩岩组→纯灰岩岩组→泥灰岩岩组→泥质白云岩岩组。

2.2.4 不同碳酸盐岩组的空间分布规律

在乌江流域贵州境内,碳酸盐岩石占 64.81%,广布于流域的各段。其中,纯灰岩岩组占 31.7%,泥灰岩岩组占 19.2%,纯白云岩岩组占 39.7%,泥质白云岩岩组占 9.4%。显然,纯白云岩岩组与纯灰岩岩组所占比例最大。纯白云岩岩组主要分布于中下段寒武系和泥盆系地层;纯灰岩岩组主要分布于中上段的石炭系二叠系地层;泥灰岩岩组出露较少,多分布于中下段的志留系地层中;泥质白云岩分布局限,主要分布于中上段特别是中段三叠系地层。不同流域段的岩组分布也各有特点。流域上段碳酸盐岩石面积较大,纯灰岩岩组集中于威宁、织金、水城等县,泥灰岩岩组以毕节、金沙、织金、大方、纳雍比例较大,纯白云岩岩组分布于黔西、金沙、毕节、大方等县。流域中段的纯灰岩岩组以清镇、普定、贵阳、龙里、修文、贵定为最广,泥灰岩岩组在安顺、平坝、瓮安分布面积较大,纯白云岩岩组在清镇、平坝、贵阳、瓮安、龙里、息烽、开阳等县构成了碳酸盐岩石的绝大部分,而泥质白云岩岩组则以普定、安顺、贵阳、息烽为最多。在流域下段,纯灰岩岩组主要分布于道真、正安、石阡、遵义、思南、印江及沿河,泥灰岩岩组多分布于思南、余庆、凤冈、德江,纯白云岩岩组在务川、松桃、正安、石阡、绥阳、湄潭分布较广,泥质白云岩组以湄潭、遵义、石阡为多。

各地区碳酸盐岩石的种类分布特征不同，这种特征将控制本区岩溶宜林石质山地的造林规划，影响植被恢复与造林技术措施的选择。

2.3 地形坡度

在地形地貌众多的描述因子中，坡度为岩溶宜林石质山地造林立地分类的一个重要因子。地形坡度不仅反映了地表遭受剥蚀、岩溶化的程度，还反映了地表土壤的形成历史及分布状况，体现出立地在植被恢复与造林困难程度方面的质量差异。但值得注意的是，碳酸盐岩区地表形态与常态地貌不同，不具常态地貌那种平滑、连绵起伏、完整性好的地形特征，多发育有溶沟、溶槽、溶穴、石芽等犬牙交错的微地形，故坡度等级对土层分布的控制不如非碳酸盐岩石明显（特别是对土层厚度），但它却影响地块的基岩裸露率，决定着土体的连续性。

经野外调查及对上述表 2 、表 3 的分析发现，地形坡度等级影响土壤物理性质特征，不同坡度等级的地形上土壤性质有一定差异。在平缓地形，碳酸盐岩石形成土体连续、深厚、化学风化彻底、土壤黏粒含量高、土壤成熟度高、石砾含量低，岩性差异带来的影响不很明显；斜、陡坡地形上的土壤易受侵蚀产生位移，岩石物理风化较强、化学风化较弱，土层松散，连续性差、石砾含量高，土壤水分循环较快，立地抗临时性干旱能力弱。

同一岩性，不同坡度等级上形成的土壤土层厚度、A 层石砾含量及容重等特征量有所差异。

2.4 坡位与坡性

不同坡位的土层厚度、土层分布状况、基岩裸露率等方面有一定的差异，土壤水分物理性质特征及水分循环状况也不同，不论是造林阶段还是成林阶段，坡位对林木的成活、生长都有影响，但不如常态地貌明显。一般地，坡上部或山脊土层浅薄、土壤石砾含量高，立地质量比中下部差。

地表起伏主要是由于大地构造运动内力作用及地表流水的剥蚀、搬运、沉积等外力地质作用共同形成的，当大地构造运动形成大规模的区域地貌格局后，地表流水侵蚀形成中小地貌时总要受地质构造特别是地层产状的影响，沿岩层面倾向的流水侵蚀力较弱，其他方向的流水侵蚀力较强，故地质历史上形成的起伏的地形总包括两种性质的坡面，即与岩层面倾向一致的坡面（构造坡或顺向坡）和与岩层面倾向不一致的坡面（侵蚀坡）。显然，同一性质岩石形成的坡面，一般侵蚀坡的坡度比构造坡大。侵蚀坡坡面上土壤循环更新速度快，基岩层间裂隙发育，碳酸盐岩区还存在大量的构造节理，故侵蚀坡坡面的水分循环条件比构造坡好，土壤水与地下水间的转换较为频繁，其立地质量与构造坡有一定程度差异；构造坡坡面倾向与岩层倾向一致，土壤与岩层间的分界面即为岩层面，当土壤被侵蚀搬运后，多残留石面型小生境且土壤极难恢复。碳酸盐岩石致密程度高，岩面透水性差，当大气降水转化为土壤水后，水分主要在土壤内部进行循环，形成局部的包气带水，没有良好的水分循环系统，加上土层浅薄，立地抗临时性干旱的能力弱。岩溶宜林石质山地造林，坡性对立地质量有一定影响。

由于岩溶作用的结果，碳酸盐岩区坡位和坡性对土层的影响不如常态地貌明显，在岩溶宜林石质山地立地分类中还起不到主导因子的作用。从表 6 的统计结果和表 7 的方差分析可

知,不论哪种土壤性质指标,不同坡位间或不同坡性间差异都不很显著。

表 6　不同坡位坡性上土壤物理性质统计表

岩性	坡位	容重(g/cm³)	最大持水量(%)	自然含水量(%)	土层厚度(cm)	A层石砾含量(%)	B层石砾含量(%)
纯白云岩岩组	坡上部	1.32	39.36	32.02	57.26	10.29	10.88
	坡中部	1.26	42.94	35.77	50.20	7.13	6.15
	坡下部	1.30	36.83	30.74	57.79	6.18	9.08
	构造坡	1.29	42.69	35.53	51.63	6.68	6.76
	侵蚀坡	1.29	38.32	31.94	55.14	8.33	8.78
纯灰岩岩组	坡上部	1.28	37.08	31.15	53.24	5.95	3.57
	坡中部	1.34	39.05	28.53	65.04	4.26	7.41
	坡下部	1.23	30.80	32.47	57.53	7.37	6.84
	构造坡	1.32	39.15	29.94	57.60	3.75	5.00
	侵蚀坡	1.23	35.01	30.75	65.96	6.33	6.33
泥灰岩岩组	坡上部	1.05	40.18	27.41	49.11	5.56	3.33
	坡中部	1.25	38.26	30.39	54.09	2.27	1.36
	坡下部	1.17	29.06	21.60	56.25	5.00	4.38
	构造坡	1.23	43.44	29.05	61.88	4.38	3.13
	侵蚀坡	1.20	35.13	27.44	49.79	3.16	2.89
泥质白云岩岩组	坡上部	1.16	40.73	26.14	44.25	15.42	4.58
	坡中部	1.07	53.68	31.76	54.30	14.50	5.50
	坡下部	1.04	55.39	31.71	41.50	14.00	4.00
	构造坡	1.18	44.12	21.20	52.80	8.50	2.00
	侵蚀坡	1.08	50.34	32.20	41.92	16.67	6.25

2.5　坡　　向

林木生长还受气候条件的影响,在局部的地形上,小气候的差异对立地质量在一定程度上起着决定作用。不同坡向的气象因子有一定差异,特别是风向、日照、空气湿度、热力条件在局部范围内不同,影响造林成活率及林木生长。

表 7　不同坡位、不同坡性间方差分析及多重比较结果

岩性	坡位坡性	容重	最大持水量	自然含水量	土层厚度	A层石砾含量	B层石砾含量
纯白云岩岩组	坡上部—坡中部	–	–	–	–	–	–
	坡上部—坡下部	–	–	–	–	–	–
	坡中部—坡下部	–	–	–	–	–	–
	构造坡—侵蚀坡	–	–	–	–	–	–
纯灰岩岩组	坡上部—坡中部	–	–	–	–	–	–
	坡上部—坡下部	–	–	–	–	–	–
	坡中部—坡下部	–	–	–	–	–	–
	构造坡—侵蚀坡	–	–	–	+	–	–
泥灰岩岩组	坡上部—坡中部	+	–	–	–	–	–
	坡上部—坡下部	–	–	–	–	–	–
	坡中部—坡下部	–	–	–	–	–	–
	构造坡—侵蚀坡	–	–	–	–	–	–
泥质白云岩岩组	坡上部—坡中部	–	–	–	–	–	–
	坡上部—坡下部	–	–	–	–	–	–
	坡中部—坡下部	–	–	–	–	–	–
	构造坡—侵蚀坡	–	–	+	–	–	–

2.6 坡　　形

坡面形状与碳酸岩区造林立地质量有一定的相关性。经野外调查发现，在鞍部、凸形坡、凹形坡及直线坡等部位的土壤特征有一定差异（特别是土层厚度、土壤含水量及石砾含量）。由于岩石风化成土的过程与地形地貌的形成过程是一致的，一般凸形坡为侵蚀区，其土层厚度、土壤连续性均不如凹形坡或直线坡（沉积区）。

2.7 土体连续性（基岩裸露率）

岩溶宜林石质山地的主要特征是岩溶地貌发育、地形变化复杂、微地形、小生境多样，地表基岩裸露，严重破坏土体连续性，影响岩石－土壤系统的水分循环条件，降低立地质量。与常态地貌不同，由于岩石裸露，地表完整性差，给植被恢复及造林带来极大困难，对造林施工技术提出了新的要求。

据流域的调查材料，碳酸盐岩区岩石裸露率平均为 20%～40%，而不同类型的碳酸盐岩

石的基岩裸露率又有差异(纯灰岩岩组 25%～50%，纯白云岩岩组 15%～30%，泥灰岩岩组 25%～45%，泥质白云岩岩组 10%～20%)。基岩裸露率影响立地的土壤容量，据统计分析结果，平均土层厚度与基岩裸露率间存在一定的相关性：

纯灰岩岩组　$Y = 77.72 - 1.219X$　$n = 39$，$r = -0.86$；

纯白云岩岩组　$Y = 85.23 - 1.96X$　$n = 22$，$r = -0.67$；

泥灰岩岩组　$Y = 76.87 - 1.09X$　$n = 28$，$r = -0.85$；

泥质白云岩岩组　$Y = 81.09 - 1.75X$　$n = 34$，$r = -0.69$；

对碳酸盐岩石整体　$Y = 63.73 - 0.82X$　$n = 123$，$r = -0.73$

其中：X—基岩裸露率(%)；Y—平均土层厚度(cm)。

由于地表土体受侵蚀的结果是土层厚度减小而增高岩石裸露率，基岩裸露率与土壤平均厚度之间的关系为负相关。从上面相关关系式还可看出，灰岩类岩组的最大土层厚度较相近(76.87cm 和 77.72cm)，白云岩类也较相近(81.09cm 和 85.23cm)，由于白云岩类岩组形成的坡面较完整，平均土层厚度受基岩裸露率的影响很敏感，故其相关直线的斜率较大，同理，石灰岩类岩组岩溶地形复杂，土层厚薄不一，分布零星，但土壤剖面调查表明其低洼地形处土层较为深厚，故其平均土层厚度对基岩裸露率的敏感性不如白云岩类，相关直线斜率较小。显然，当基岩裸露率大于 80%时，已达岩漠化程度，而当基岩裸露率小于 30%时，土层可达中厚层，立地质量较高。

3　主导因子筛选

如上所述，影响岩溶宜林石质山地立地质量的自然因子很多，各自的影响层次和范围也不同，对于许多因子，尽管制约着立地的植被恢复与造林困难程度，但还不能在地域上形成一定分异规律；而另一些因子，在宏观上控制着立地的类型与质量，对立地的植被恢复和造林困难程度起间接制约作用，却不能直接体现其与林木的关系。因此，不同地域尺度、不同层次上均存在影响岩溶宜林石质山地造林及植被恢复困难程度的若干因子，要系统、科学、实用地体现岩溶宜林石质山地立地的本质属性，反映出岩溶地区植被恢复方面立地质量的地域性规律，对各类立地因子进行分级筛选是十分必要的。

在同一控制级及地理尺度上，立地的主导因子是指那些分异规律性强，与别的因子有较强相关性而且控制着若干次级立地因子的因子，相应地，它们具有信息容量大、野外易于识别分类等特点。

岩溶宜林石质山地植被恢复与造林的困难性主要是造林施工的可行性、造林成活率及林木生长状况几方面，它们直接受土壤性质、土壤剖面结构特征、土层分布状况及地表破碎程度等因素的影响。据主成分分析结果，在与植被恢复及造林有关的六个土壤物理性质（容重、土层厚度、A 层石砾含量、B 层石砾含量、最大持水量及自然含水量等）中，对第一主分量贡献最大的是土层厚度和 A 层石砾含量，对第二主分量贡献最大的是最大持水量。所以，在众多立地因子中能对土层厚度、土壤最大持水量、土层连续性有决定作用、可带来分异的立地因子为主导因子。根据“七五”国家攻关课题“乌江流域水源林水保林立地分类与评价研究”的成果及

上面分析，定性与定量相结合发现，控制岩溶宜林石质山地立地属性的主导立地因子是：

——大地貌、气候及海拔。立地因子中高级别、大尺度的控制因子，是立地区主导因子，制约岩溶山地的水热条件、适宜树种及自然植被恢复方式。按流域段及地貌气候条件分为：乌江上段温凉高原中山立地区，乌江中段温和岩溶山原丘陵盆地立地区，乌江下段温暖岩溶低中山、低山立地区。

——岩石性质。岩组类型，影响立地的中小地貌形态、土壤性质及其分布规律、水文地质特征，控制立地类型小区的划分。共分为：纯灰岩岩组、纯白云岩岩组、泥灰岩岩组和泥质白云岩岩组。

——地形坡度。影响土体分布状况和基岩裸露率，影响造林施工的困难程度，一定程度上决定着自然植被的恢复方式。是立地类型组的主导因子，分为缓坡（< 15°）、斜坡（15° ~ 25°）、陡坡（25° ~ 35°）和急坡（> 35°）四级。

——土体连续性。其反映值为基岩裸露率，决定了立地在造林和自然植被恢复方面的可能程度，直接体现了立地质量，是立地类型的主导因子。按基岩裸露率分为：连续土（基岩裸露率大于 30%），半连续土（基岩裸露率 30% ~ 50%），零星土（50% ~ 80%），岩漠（基岩裸露率大于 80%）。以上各因子的等级划分标准将作为立地分类的依据，在不同立地分类层次上决定着立地的类型。

ANALYSIS OF KARST MOUNTAIN SITE FACTORS IN WUJIANG RIVER WATERSHED

Gao Huaduan　　Zhu Shouqian
（Forestry Dept. of Guizhou University）

Abstract

Based on the investigation of site factor and soil character, by using variance analysis, fuzzy cluster analysis and principal component analysis, the relationship between main site factor and soil character has been studied and the restricting function of each site factor to vegetation recovery and forestation have been analysed, which is basic for site classification and evaluation.

Key Words: Wujiang River Watershed, Karst rocky mountain suitable for forestation, Site factor

种群生态和群落生态

月月青在喀斯特森林中的作用和地位

赵云龙　　　　朱守谦　祝小科

（贵州省林业厅）　　（贵州大学林学系）

摘要：本文对月月青在喀斯特森林群落中的作用和地位进行了研究，结果表明：月月青是喀斯特森林的重要组成成分之一，在喀斯特森林不同演替阶段的群落中均有出现，是喀斯特森林演替系列中从灌木林阶段到乔林阶段的主要树种，细叶铁仔和圆果化香是其主要伴生树种。

关键词：月月青　种群　群落　喀斯特

黔中地区由于长期反复多次的破坏，原生性的喀斯特森林几乎荡然无存，现有喀斯特植被以灌木林、藤刺灌丛、灌草丛为多，月月青（*Itea ilicifolia*）是这些群落中常见的树种之一，它具有分布广、适应性强、耐干旱瘠薄的特点（黄威廉，1988；周政贤，1992）。目前，我们对月月青的生物生态学特性还知之甚少，尚难以根据其生物生态特性制定相应的经营措施。同时，对月月青在喀斯特森林，特别是在演替系列中的作用和地位也缺乏详细深入的了解，不能科学地利用这个树种在植被恢复中的作用和潜力。因此，对月月青的全面系统研究具有重要意义和价值。本文是对月月青在喀期特森林中的作用和地位的研究。

1　研究区域自然概况及研究方法

1.1　自然概况

本研究在黔中地区的贵阳、修文、安顺、平坝、普定等地进行。研究地区的地理坐标为东经105°14′～107°30′，北纬25°20′～27°18′，属中亚热带，具典型的亚热带高原湿润季风气候。区内气候温和，年均气温13～15℃，1月平均气温3.7℃，7月平均气温22.7℃，年降雨1148.3～1336.1mm，雨量多集中在夏秋两季。成土母岩以形成于寒武纪、石炭纪、二叠纪与三

叠纪的白云岩和石灰岩为主。海拔 850 ~ 1700m，一般相对高差 100 ~ 200m。坡度 25° ~ 50°。土壤大部分为黑色石灰土和黄色石灰土，土体不连续，土层浅薄。

黔中地区地质构造较为复杂，碳酸盐类岩层与非碳酸盐类岩石常在垂直方向上呈互层分布，水平方向上呈复区分布。同时，由于雨量充沛，淋溶侵蚀作用强烈，中性至微碱性的石灰土与微酸性的淋溶石灰土在水平方向上也常呈复区分布。

由于黔中地区交通相对较为便利，人口密集程度高，农业生产较为发达，对山地的开发利用历史悠久，原生性的顶极常绿落叶阔叶混交林只有零星片断残存。现有植被除人工林外，大面积分布的是处在不稳定演替阶段的次生植被，经过长期反复利用和改造，有的至今还受干扰和破坏，森林植被一时得不到恢复。因此，研究区主体上是次生喀斯特森林和灌丛，较大面积的是受到人为干扰后封育形成的次生 的常绿落叶阔叶混交林，以及受人为破坏程度严重而形成的藤刺灌丛、灌草丛、草坡等。主要树种有月月青(*Itea ilicifolia*)、云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)、圆果化香(*Platycarya longipes*)、光皮桦(*Betula luminifera*)、硬斗石栎(*Lithocarpus hancei*)、朴树(*Celtis sinensis*)、椤木石楠(*Photinia davidsoniae*)、白栎(*Quercus fabri*)、光叶海桐(*Pittosporum glabratum*)、茅栗(*Castanea seguinii*)、细叶铁仔(*Myrsine africana*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、川榛(*Corylus heterophylla* var. *sutchuensis*)、过路黄(*Lysimachia christinae*)、山柳(*Clethra faberi*)、小果蔷薇(*Rosa cymosa*)、响叶杨(*Populus adenopoda*)、小果南烛(*Lyonia ovalifolia* var. *elliptica*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、烟管荚蒾(*Viburnum utile*)、小叶鼠李(*Rhamnus parvifolia*)、竹叶椒(*Zanthoxylum planispinum*)、野葡萄(*Vitis davidii*)、悬钩子(*Rubus palmatus*)、菝葜(*Smilax* sp)等。

1.2 研究方法

选择不同立地条件下及不同演替阶段的典型群落，采用常规调查法进行群落样地调查。样地面积根据最小表现面积确定：灌木群落为 160m^2，乔木群落为 400m^2，顶极常绿落叶林群落为 800m^2。群落样地数共 79 个，总面积 29060m^2。用主分量分析(PCA)二次排序结合聚类分析进行群落类型划分和梯度分析。用 2×2 联列表 x^2 检验进行种间联结测定，x^2 值计算采用 Yetes 的连续性修正公式(Jhon A. 拉德维格，1990)。

$$x^2 = \frac{(|ad - bc| - 0.5N)^2 N}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}$$

式中：a 为两种共同出现的样地数，b、c 分别为一种出现另一种不出现的样地数；d 为两种均不出现的样地数；N 为样地总数，$N = a + b + c + d = 79$。

2×2 联列表的自由度 $df = 1$，$x^2_{0.05}(1) = 3.841$，若 $x^2_t < 3.841$，则接受种间无关联的零假设，表明两个种是独立分布：若 $x^2 > 3.841$ 则拒绝零假设，接受此两种间有显著关联的假设，若 $ad - bc > 0$，则说明种间具正关联，若 $ad - bc < 0$，则说明种间具负关联。用 Jaccard 联结系数 JI (米勒，1986)来度量种对间联结的强度：

$$JI = a/(a + b + c)$$

JI 取值在[0,1]之间，无联结时为 0，最大联结时为 1。

2 研究结果与分析

2.1 含月月青的群落类型和分布

为了初步了解月月青在黔中地区的分布情况，首先以样地为实体，种群的重要值为属性，对 79 个样地进行首次 PCA 排序，结果见图 1。

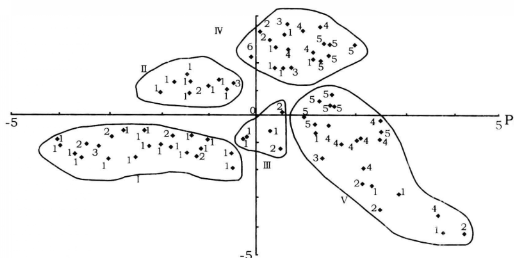


图 1 黔中地区喀斯特森林群落 79 个样地 PCA 排序图

注：图中代号为 1 的样地中无月月青分布，共 38 个样地，代号为 2 的样地中月月青重要值小于 2%，共 11 个样地，代号为 3 的样地中月月青的重要值在 2% ~ 10%之间，共 5 个样地，代号为 4 的样地中月月青重要值在 10% ~ 25%之间，共 13 个样地，代号为 5 的样地中月月青重要值大于 25%，共 12 个样地。

排序结果显示：

(1)79 个样地分列五个集团，相互间的界线较为明显。灌木样地集中于Ⅰ、Ⅲ、Ⅴ集团，其中第Ⅰ集团包括 1,2,4,5,7,8,9,34,35,37,41,42,44,45,46,47,52,55,56,57,63,64,65 号样地，第Ⅲ集团包括 6,26,43,48,62 号样地，第Ⅴ集团包括 3,14,15,18,32,38,39,49,59,60,66,67,68,69,70,72,73,74,75,76,77,78,79 号样地；乔木样地分列Ⅱ、Ⅳ集团，其中第Ⅱ集团包括 28,29,30,31,33,40,51,54,58,61 号样地；第Ⅳ集团包括 10,11,12,13,16,17,19,20,21,22,23,24,25,27,36,50,53 号样地。

(2)灌木Ⅰ集团和乔木Ⅱ集团在 P_1 排序轴的负向，位置较为接近。这是因为其中包含的样地大多为喀斯特石质山地上有酸性覆盖层出露的地段。灌木Ⅲ、Ⅴ集团和乔木Ⅳ集团的大多数样地位于典型的喀斯特石质山地，岩石裸露率较高，土壤呈中性至微碱性，这几个集团处于 P_1 排序轴的正向。表明 P_1 排序轴由负到正为土壤 pH 值增大的方向，具有表征生境特点的

生态意义。

(3)乔木Ⅱ、Ⅳ集团在 P_2 排序轴的正向,灌木Ⅰ、Ⅲ、Ⅴ集团在 P_2 排序轴的负向,表明 P_2 排序轴由负到正为进展演替的方向,具有表征群落演替方向的生态意义。

(4)月月青在 P_2 排序轴的正负向均有分布,表明其在黔中喀斯特森林演替系列中从演替早期的灌木林阶段到演替后期的乔林阶段均有分布。

(5)含有月月青的群落样地虽然在所有五个集团中均有出现,但月月青较为集中的样地却主要包含在 P_1 排序轴的正向的乔木Ⅴ集团和灌木Ⅳ集团,在其他集团的样地中分布极少或没有分布,这主要是由于研究区内酸性土和碱性石灰土复区分布所致,质言之,月月青在黔中喀斯特地区的分布受土壤 Ca^{2+} 的含量的制约,在碱性石灰土上能很好生长并占据优势地位,但在酸性土上却分布极少。说明月月青是一种较为典型的喜钙树种。

(6)在所有 79 个样地中,有月月青分布的样地共有 41 个,占样地总数的 51.90%。其中月月青重要值百分数大于 10%的有 25 个样地,占样地总数的 31.65%;重要值百分数大于 25%的有 12 个样地,占样地总数的 15.19%,重要值百分数最高可达 56.52%(样地 12),说明月月青是喀斯特森林中极其常见和重要的一个树种。

进一步对含有月月青的 41 个群落样地进行二次 PCA 排序和系统聚类分析(图 2,图 3),两者结果高度一致。综合两种分类的结果,可将这 41 个样地划分为 6 种类型,茅栗、杜鹃群落,火棘、小果蔷薇群落,月月青、圆果化香、细叶铁仔群落,云贵鹅耳枥、月月青群落,硬斗石栎、圆果化香群落,光叶海桐、月月青、圆果化香群落。

各类型的分布生境、主要特征及月月青在该类型群落中的地位分述如下。

茅栗、杜鹃群落 包括样地 9,37,46,47。分布于海拔 1100 ~ 1500m 的山地,土壤多为酸性至中性,但基岩既可为砂页岩、玄武岩,亦可为石灰岩。一般分布在土层较薄、石砾含量多,土壤较贫瘠、干旱的地段。群落内植物种类较少,结构也较简单,仅有灌木和草本两个层次,灌木层高 0.5 ~ 1.5m,基径 0.3 ~ 2.5cm,覆盖度 50% ~ 90%,主要由茅栗、杜鹃组成,平均重要值分别为 45.56 和 42.70。其他常见树种有山柳、过路黄、川榛、火棘、小果南烛、小果蔷薇等。草本层高度一般为 10 ~ 40cm,主要有白茅(*Imperata cylindrica* var. *major*)、黄背草(*Themeda triandra* var. *japonica*)、香附子(*Cyperus rotundus*),盖度 5% ~ 40%。月月青在该群落中的重要值平均为 1.27,最大为 3.67,最小为 0.3,平均地径 0.82cm,最大地径为 2.1cm,平均高为 0.83m,最高为 2.1m,在群落中仅有零星分布,说明该类型群落的生境条件不太适合月月青的生长。

云贵鹅耳枥、月月青群落 包括样地 11,17,19,20,21,22,29,70。主要分布在海拔 1000 ~ 1400m 的石灰岩山地上,坡度 0 ~ 60°。出露岩石多为石灰岩或白云质灰岩,土壤为黑色或黄色石灰土,岩石裸露率为 2% ~ 45%,群落所受的干扰较小,有较厚的枯枝落叶层,群落盖度较高,平均达 0.8,乔木第一亚层高 8 ~ 13m,平均胸径 10cm 左右,最大可达 30cm,主要为云贵鹅耳枥,其重要值平均为 71.05,最大可达 150.45,其他尚有翅荚香槐、朴树、白栎等,组成树种 2 ~ 10 种,密度一般为 400 ~ 1000 株/hm^2。乔木第二亚层高 2 ~ 8m,胸径 1 ~ 8cm,树木株数多,密度大,达 2000 株/hm^2 左右,组成树种 3 ~ 20 种,除月月青外,还有冬青、香叶树、女贞等常绿种类。灌木层发育较弱,除少量的乔木幼树外,仅见野花椒、细叶铁仔、竹叶椒等少数几个树种。草本层高度为 10 ~ 30cm,主要种类有莎草、荩草(*Themeda triandra*)、香附子(*Cyperus rotundus*)、凤尾蕨(*Pteris nervosa*)等。月月青在乔木第二亚层占据较大优势,其重要值平均为 36.51,最大

达 88.86,同乔木第一亚层的云贵鹅耳枥一起组成建群种。

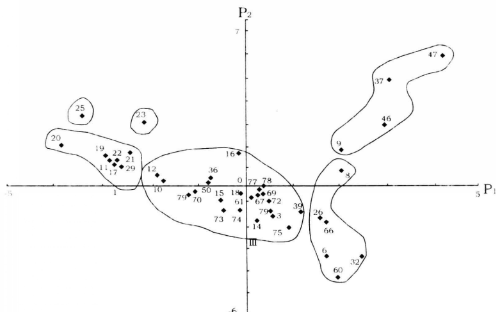


图 2　41 个含月月青样地的二次 PCA 排序图

月月青、圆果化香、细叶铁仔群落　包含 3,10,12,14,15,16,18,36,39,50,67,68,69,72,73,74,75,76,77,78,79 号样地,主要分布在海拔 1 000～1 400m 的典型喀斯特石质山地上,母岩主要有纯质厚层灰岩、泥质灰岩、白云岩及白云质石灰岩,土壤为黑色或黄色石灰土,土层浅薄、土壤干燥,岩石裸露率为 2%～65%,在整个山坡上均有分布,但更多分布于坡中部、上部,坡度多为 10°～50°。群落盖度平均为 0.7,群落可明显分为乔木层、灌木层和草本层三个层次,乔木层高 3～9m,最高可达 16m,基径 2～25cm,最大达 45cm。灌木层高 1～3m,草本层高 1m 以下。群落中的月月青占有较大优势,形成相对明显的优势种,重要值多在 60～100 之间,最高达 169.56,盖度 20%～90%,平均高 4m,最高 9m,平均基径 3.5cm,最大基径 25cm,密度变化较大,一般为 6 500～23 000 株/hm^2,最高可达 52 000 株/hm^2,居于乔木层,该层的另一主要树种是圆果化香,其平均重要值为 20.89,最大为 78.55,其余树种的重要值均在 10 以下。在灌木层中以细叶铁仔为数最多,约占 70%,重要值平均为 33.13,盖度 40%左右,平均高 65cm。草本层主要有荩草、莎草、苔草(*Carex* sp.)、兰草(*Cymbidiun goeringii*)、黄背草(*Themeda triandrn* var. *japonica*)、扭黄茅(*Heteropogon coxtrotoe*)、蕨(*Pteridium aquilinun* var. *latisculum*)等,盖度 5%～25%左右。该群落种类组成复杂多变,除月月青、圆果化香、细叶铁仔较为常见外,其他树种因所处具体小地形、微地貌和人为活动影响而有较大变化,重要值较大的一些种是;火棘、川榛、女贞、烟管荚蒾、旌节花、小叶鼠李、小果蔷薇、冬青、盐肤木、菝葜、香叶树、山柳、云贵鹅耳枥、野花椒、竹叶椒、白悬钩子等,多是一些耐旱嗜钙的树种。

火棘、小果蔷薇群落　包括样地 6,8,26,32,60,66。主要分布于海拔 1 500m 以下的石灰

岩山地，多生长在贫瘠、干燥的陡坡或丘陵地段，母岩主要有白云质灰岩和白云岩，岩石裸露率在10%～50%之间，土壤为中性偏碱性的石灰土。群落结构较为简单，可分为两个层次，即灌木层和草本层。灌木层主要由火棘、小果蔷薇组成，平均重要值分别为50.89，23.56，盖度较高，一般可达80%左右，平均高0.53m，最高4～5m，平均基径0.5～4cm，其他重要值较高的树种有：球核荚蒾、烟管荚蒾、小果南烛、小叶鼠李、竹叶椒、马桑、圆果化香、盐肤木、白栎、山柳、白悬钩子等。月月青在该群落中的重要值在0.8～3.1之间，平均高为0.8m、最高为3m，平均基径为1.1cm，最大为3.5cm，密度一般为300～600株/hm^2，在群落中处于次要地位。草本层主要是黄背草、莎草、兰草等，盖度5%～20%。

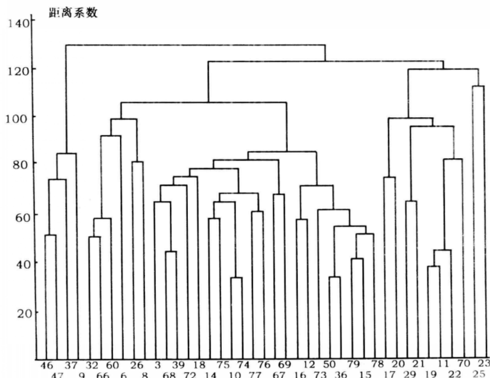


图3　41个含月月青样地的聚类分析图

光叶海桐、月月青、圆果化香群落　仅包含样地23，分布在海拔1 300m的石灰岩山地上，母岩为白云质灰岩，岩石裸露率为40%，土壤为黑色石灰土，坡度为25°。群落盖度较高，为0.85。可分为乔木层和灌木层两个层次，乔木层高6～10m，主要树种为光叶海桐，其平均胸径为8cm左右，重要值达112.68，其他主要组成树种有月月青、圆果化香、女贞等。由于该林分内郁闭度较高，因而灌木层和草本层较为稀疏，灌木层主要种类有薄叶鼠李、冬青，草本层的主要种类有石苇（*Pyrrosia lingua*）、兰草、苔草等，月月青在该群落内主要分布在乔木层，重要值为61.66，平均高为6m左右，平均胸径为7cm左右，株数为730株/hm^2。

硬斗石栎、圆果化香群落 仅包含样地25,母岩为纯质石灰岩,岩石裸露率为30%,土壤为黑色石灰土,坡度为40°。群落基本不受人为干扰的影响,枯枝落叶层较厚,群落盖度较高,达0.9,林木高大,树冠浓密。乔木层可分为两个亚层,乔木第一亚层高8~12m,平均胸径12cm左右,主要由硬斗石栎和圆果化香组成,第二亚层高3~8m,平均胸径5cm左右,主要组成树种有硬斗石栎、圆果化香、月月青、安顺润楠、光叶海桐等。灌木层和草本层极不发达,灌木层的主要种类有野樱桃、细叶铁仔等。月月青在该群落中主要是分布在乔木第二亚层,高3~5m,胸径3~8cm,株数为310株/hm^2,重要值为19.26,在群落中处于从属地位。

2.2 月月青与喀斯特森林其他树种的种间联结性及关联度

2.2.1 种间联结性

月月青与喀斯特地区森林群落内的其他树种间存在着复杂的相关关系,而种间联结性研究可展示月月青与这些树种在空间分布上的相互关联性。

表2 月月青与喀斯特森林常见树种的种间联结性及关联强度

ab − bc < 0			ab − bc > 0		
树种名称	种对间的 x^2 值	联结系数(JI)	树种名称	种对间的 x^2 值	联结系数(JI)
茅栗(Castanea seguinii)	22.608	0.048	冬青(Ilex chinensis)	11.410	0.314
麻栎(Quercus acutissima)	15.134	0.052	圆果化香(Platycarya longipes)	10.831	0.537
木姜子(Litsea pungens)	14.156	0.068	岩豆藤(Millettia *sp*.)	10.075	0.381
山柳(Clethra faberi)	9.537	0.117	细叶铁仔(Myrsine africana)	8.051	0.502
杜鹃(Rhododendron simsii)	9.111	0.039	女贞(Ligustrum lucidum)	4.175	0.282
小果南烛(Lyonia ovalifolia)	9.111	0.039	三叶木通(Akebia trifoliata)	3.398	0.118
盐肤木(Rhus chinensis)	8.967	0.169	安顺润楠(Machilus cavaleriei)	2.065	0.088
光皮桦(Betula luminifera)	8.295	0.074	紫荆(Cercis chinensis)	2.065	0.088
山胡椒(Lindera glauca)	5.821	0.000	南天竹(Nandina domestica)	2.065	0.088
响叶杨(Populus adenopoda)	5.252	0.043	亮叶鼠李(Rhamnus hemsleyana)	1.693	0.301
悬钩子(Rubus palmatus)	4.673	0.127	小叶女贞(Ligustrum quihoui)	1.583	0.114
白栎(Quercus fabri)	3.184	0.132	马尾松(Pinus massoniana)	1.414	0.139
过路黄(Lysimachia christinae)	3.184	0.132	香叶树(Lindera communis)	1.403	0.225
川榛(Corylus heterophylla)	2.657	0.190	藤黄檀(Dalbergia hancei)	1.353	0.162
吴茱萸(Euodia *sp*.)	2.377	0.000	云贵鹅耳枥(Carpinus pubescens)	0.833	0.220
山樱(Prunus yedoensis)	1.603	0.000	菝葜(Smilax *sp*.)	0.811	0.307
小果蔷薇(Rosa cymosa)	1.550	0.196	乌冈栎(Quercus phillyraeoides)	0.651	0.086
马桑(Coriaria sinica)	1.009	0.109	光叶海桐(Pittosporum glabratum)	0.651	0.086

续表

ab - bc < 0			ab - bc > 0		
树种名称	种对间的 x^2 值	联结系数(JI)	树种名称	种对间的 x^2 值	联结系数(JI)
胡颓子(Elaeagnus pungens)	0.885	0.000	猴樟(Cinnamomum bodinieri)	0.634	0.135
苦李(Prunus *sp.*)	0.885	0.000	毛白杨(Populus tomentosa)	0.634	0.135
算盘子(Glochidion puberum)	0.824	0.091	柿树(Diospyros kaki)	0.620	0.111
金银花(Lonicera japonica)	0.370	0.026	朴树(Celtis sinensis)	0.308	0.175
南蛇藤(Celastrus articulatus)	0.370	0.026	刺葡萄(Vitis davidii)	0.201	0.132
荨麻(Urticaceae *sp.*)	0.168	0.051	竹叶椒(Zanthoxylun planispinum)	0.166	0.209
六月雪(Serissa serissoides)	0.168	0.051	野花椒(Zanthoxylun simulans)	0.120	0.190
合欢(Albizia julibrissin)	0.152	0.079	翅荚香槐(Cladrastis platycarpa)	0.106	0.083
直角荚蒾(Viburnum foetidum)	0.106	0.054	椤木石楠(Photinia davidsoniae)	0.062	0.057
香椿(Toona sinensis)	0.062	0.028	金丝桃(Hypericm chinense)	0.062	0.057
青冈栎(Cyclobalanopsis glauca)	0.062	0.028	紫珠(Callicarpa japonica)	0.045	0.150
烟管荚蒾(Fiburnum utile)	0.056	0.196	枇杷(Eriobotrya japonica)	0.002	0.105
木蜡树(Taxicodendron sylvestres)	0.053	0.027	旌节花(Stachyurus chinensis)	0.001	0.107
薄叶鼠李(Rhamnus leptophylla)	0.018	0.100			
火棘(Pyracantha fortuneana)	0.037	0.339			
球核荚蒾(Viburnum propinquum)	0.005	0.050			

注: $x^2 > 3.841$, $ad - bc < 0$ 为负联结, $x^2 > 3.841$, $ad - bc > 0$ 为正联结, $x^2 < 3.841$ 为独立分布。

以 79 个样地中的重要值百分率大于 2.0,且出现样地数在 3 个以上的种群,按种群出现为 1、不出现为 0 的二元数据,将各树种分别与月月青建立种间 2×2 联列表。用 x^2 检验各树种与月月青间的联结性(表 2)。由表 2 可看出,在总共 65 个树种中,与月月青呈现显著正联结的树种有 5 个,占总树种数的 7.69%,与月月青呈现显著负联结树种有 11 个,占总树种数的 16.92%,其余 49 个树种与月月青之间呈独立分布,占树种总数的 75.38%。

进一步分析可以看出:与月月青呈显著负联结的树种是由于其对生境条件的要求与月月青相异。月月青是较典型的喜钙树种,主要着生于石灰岩发育的钙质土上,与主要生长在微酸性淋溶土和酸性土上的树种茅栗、麻栎、木姜子、山柳、杜鹃、小果南烛、光皮桦等在空间分布上相互排斥,在种间联结性上表现为显著负联结。与月月青呈显著正联结的树种对生境条件的要求与月月青相同或相似。月月青与同是生长在钙质土上的典型树种冬青、圆果化香、岩豆藤、细叶铁仔在空间分布上经常同时出现,在种间联结性上表现为显著正联结。而且这种正联结还显示出这些物种对小生境资源的不同利用。例如,在野外可以观察到在不大的范围内,常见月月青生长于土层浅薄、岩石裸露率较高的地段,而在近旁土层深厚之处则生长着庇护于月月青枝叶之下的冬青,在月月青不能生长的裸岩之上则覆盖着岩豆藤等植物。有时在群落中与月月青呈明显的镶嵌性分布,如细叶铁仔多衔接在月月青空隙间,或从岩缝中生出,呈小片

状密布于裸岩之上。

表 3 月月青与典型喀斯特石质山地上常见树种的种间联结性及关联强度

ad - bc < 0			ad - bc > 0		
树种名称	种对间的 x^2 值	联结系数 JI)	树种名称	种对间的 x^2 值	联结系数 JI)
过路黄	2.473	0.154	细叶铁仔	4.114	0.562
金樱子	1.764	0.179	圆果化香	3.924	0.598
野花椒	1.207	0.205	冬青	2.499	0.353
薄叶鼠李	1.146	0.108	香叶树	0.729	0.314
小果蔷薇	1.059	0.317	岩豆藤	0.506	0.103
菝葜	0.707	0.341	藤黄檀	0.190	0.176
川榛	0.565	0.300	云贵鹅耳枥	0.090	0.222
竹叶椒	0.452	0.256	马桑	0.043	0.171
紫珠	0.286	0.162	猴樟	0.008	0.118
椤木石楠	0.213	0.059	柿树	0.008	0.118
光叶海桐	0.213	0.059	三叶木通	0.008	0.118
球核荚蒾	0.184	0.057	翅荚香槐	0.008	0.118
白栎	0.090	0.189	女贞	0.007	0.250
悬钩子	0.090	0.189	旌节花	0.001	0.200
山柳	0.067	0.194	野葡萄	0.001	0.200
小叶鼠李	0.010	0.359	马尾松	0.001	0.200
火棘	0.007	0.558			
朴树	0.001	0.167			
枇杷	0.001	0.167			

进一步对典型喀斯特森林群落(集团Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ)中的常见种与月月青做种间联结测定,结果见表 3。由表 3 可看出,月月青除与圆果化香和细叶铁仔两个树种呈现正联结外,与其他 32 个典型喀斯特石质山地上的常见树种之间呈独立分布。其原因是由于本研究中所涉及的森林群落多为受外界干扰较大的次生林,群落所受干扰的形式、强度、频度等对群落中的物种的组成具有重要影响。外界干扰的无序性,特别是人为干扰剧烈、频繁的情况下,基于生物生态特性而形成的自然的种间关联关系常发生异化和多变。与干扰联系起来,长期的定位观测有利于揭示这种种间关联的形成和变化过程。

2.2.2 种间关联度

x^2 检验不能区分这些树种与月月青之间关联强度的大小,对种间联结性做出检验后,还可进一步测定其联结强度。测定结果(表 2、表 3)表明:在表 2 的 65 个树种及表 3 的 35 个树种中,与月月青之间的 JI 值大于 0.5 的树种均为圆果化香和细叶铁仔两个树种,说明它们与月月青之间的联结度较高,表 2 中的 JI 值在 0.3～0.5 之间的有冬青、岩豆藤、小叶鼠李、菝葜、火棘五个树种,表 3 中的 JI 值在 0.3～0.5 之间的有冬青、香叶树、小叶鼠李、小果蔷薇、菝葜、火棘

六个树种，它们与月月青之间的联结程度次之。其他树种的 JI 值均小于 0.3，表明这些树种与月月青的联结程度较低。

从上面的分析可以看到，大多数树种与月月青的联结性并不显著而趋向于独立分布。而一般来说，随着森林群落进展演替的进行，群落结构及其种类组成逐渐趋于完善和稳定，种间联结性也将同步趋于明显和确定。这一研究结果也反过来说明了月月青在黔中喀斯特地区主要分布在较不稳定和不成熟的森林群落中。

2.3 月月青在喀斯特森林各演替阶段中的地位

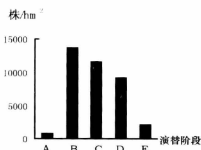
为了研究月月青在不同演替阶段群落中的地位，根据喀斯特森林群落演替阶段的划分方法和结果（喻理飞，1998），将本研究中主要分布在石灰岩发育的钙质土上的具典型喀斯特生境特点的乔木Ⅳ集团和灌木Ⅲ、Ⅴ集团中的群落样地划分成 5 个演替阶段（表 4）。表 4 表明，月月青在黔中地区喀斯特森林不同演替阶段的样地中均有出现，是该地区常见树种之一，同时也是森林演替系列中从灌木林阶段到乔林阶段的主要树种，因而在该地区森林群落的演替中具有重要作用。根据月月青在不同演替阶段群落中数量及重要值的动态变化（图 4、图 5）可初步了解月月青在喀斯特森林群落演替中盛衰兴亡的过程：在演替初期的灌草灌丛阶段，群落中主要是一些以火棘、悬钩子、小果蔷薇、过路黄等为代表的先锋树种占优势地位，月月青开始侵入群落并定居下来，但此时的月月青的数量和重要值均较低；从这一阶段开始到灌木林阶段，月月青的数量和重要值迅速增长；到了灌木林阶段，月月青的种群密度达到饱和（13830 株/hm^2），由于自疏作用出现以及其他树种的竞争，单位面积上的月月青数量开始下降，只是由于存活个体的生物量及种群生物量的持续增长，月月青的重要值继续增加，但其增加的速率明显减小；在灌乔过渡阶段，立地条件已有好转，特别是上层林木郁闭后，林内湿度增大，林下光照减弱，月月青在壮大自己的同时，也为乔木树种的侵入创造了条件，云贵鹅耳枥、樱木石楠、女贞、翅荚香槐、朴树等大型乔木树种相继侵入群落；随着乔木树种的侵入并逐渐进入林冠层，演替进入了乔林阶段，此时月月青在群落中的重要值达到最大，说明该阶段是月月青在群落中的鼎盛时期，但其优势地位开始受到乔木树种的威胁；乔木树种不断生长，树冠不断扩大，群落的

表 4　黔中喀斯特森林演替阶段划分

演替阶段		样地号	主要组成树种
A	灌草灌丛阶段	43,62,26,32,49,66,48,39	火棘　悬钩子　过路黄　小果蔷薇　菝葜　盐肤木　细叶铁仔
B	灌木林阶段	38,59,3,60,15,18,67,69,76,78,68	烟管荚蒾　细叶铁仔　月月青　黄栌　小叶鼠李　竹叶椒　南天竹　火棘
C	灌乔过渡阶段	77,64,75,72,74,10,50	月月青　细叶铁仔　圆果化香　白栎　乌冈栎　川榛
D	乔林阶段	36,79,70,73,12,27,53,23,22	月月青　云贵鹅耳枥　圆果化香　冬青　白栎　女贞
E	顶极乔林阶段	21,16,25,11,71,17,13,19,24,20	翅荚香槐　樱木石楠　云贵鹅耳枥　月月青　领春木　硬斗石栎　朴树

郁闭度逐渐增加，林内更加阴湿、温凉，喜光的月月青由于其生物生态学特性所限，只能处于大

型乔木的下方,竞争的结果是月月青的重要值逐渐下降,但仍在乔木下层保持一定的数量,乔木和顶极乔木树种占据上层优势,喀斯特森林群落进入了顶极乔林阶段。



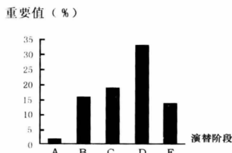


图4 不同演替阶段月月青的密度动态　图5 不同演替阶段月月青的重要值动态

从以上分析可知,黔中地区由于人为活动范围和强度的不断增加,原生性的顶极常绿落叶·阔叶混交林只是在某些特殊地段残存。人为干扰使原有的一些顶极乔木树种(如云贵鹅耳枥、樱木石楠、女贞、翅荚香槐、朴树等)的种群衰退,另一些具有较强萌生能力的树种(如月月青、圆果化香、白栎等)的种群得以发展,或者进一步退化为灌从、灌草丛。月月青由于具有岩生、旱生和喜光、喜钙的生态适应性,是黔中地区典型喀斯特石质山地上植被破坏后萌生序列中最突出、最普遍的一个树种。喀斯特森林演替过程中,从进展演替初期的灌草灌丛阶段到顶极乔林阶段,月月青的优势度经历了一个由低到高,复又降低但仍保持一定水平的过程。其在群落中的位置,经历了一个由灌木群落、乔灌过渡阶段中占据主林层的地位到顶极常绿落叶阔叶林中占据乔木第二亚层地位的变化过程,表明它对石灰岩上立地条件的改造、生境条件的改善和促进喀斯特森林的形成有着重要意义,因此,月月青在喀斯特森林群落中具有极其重要的地位和作用。

3 结　论

3.1　月月青在黔中地区典型喀斯特石质山地上广泛分布,是喀斯特森林演替系列中从灌木林阶段到乔林阶段的主要树种,对石灰岩上立地条件的改造、生境条件的改善和促进喀斯特森林的形成有重要作用。

3.2　月月青与圆果化香和细叶铁仔呈正联结,与喀斯特石质山地其他常见树种之间呈独立分布。外界干扰的无序性,特别是在人为干扰剧烈、频繁的情况下,基于生物生态特性而形成的自然的种间关联关系常发生异化和多变。

3.3　在喀斯特森林演替过程中,从进展演替初期的灌丛阶段到顶极乔林阶段,月月青的优势地位经历了一个由灌木群落、乔灌过渡阶段中占据主林层的地位到顶极常绿落叶阔叶林中占据乔木第二亚层地位的变化过程。

THE ROLE AND POSITION OF *ITEA ILICIFOLIA* IN KARST FORESTS

ZhaoYunlong ZhuShouqian ZhuXiaoke
(Forestry Department of Guizhou Province) (Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

The paper studies the role and position of *Itea ilicifolia* in Karst forests, the results show that: *Itea ilicofolia* is one of the important components in Karst forests. *Itea ilicofolia* population plays an important role in succession series from the shrub stage to arbor stage of Karst forest, *Platycarya longipes* and *Myrsine africana* are the main accompanying trees.

Key words: *Itea ilicifolia*, Population, Community, Karst

月月青生物量构成研究*

朱守谦　祝小科　　　司　健　赵云龙

（贵州大学林学系）　　　（贵州省林业厅）

摘要：根据实测样本研究了月月青各年龄萌株的生物量构成并建立了生物量与萌株年龄的相关模型。研究了月月青萌株种群的生物量及其构成。用相对生长法建立了月月青萌株的生物量模型，用此模型估测了群落中月月青种群的生物量。讨论了月月青生物量构成的特殊性及其成因，提出了今后的研究课题。

关键词：月月青萌株　萌株种群　生物量构成　相对生长法

生物量测定是生态系统结构、功能、生产力研究的基础，也是生态学研究的一项重要基础工作，从而一直受到生态学研究人员的重视，并已完成了大量 的工作。但喀斯特森林生物量研究，特别是一些常见喀斯特森林树种的生物量构成方面的研究却报道较少。

月月青（*Itea ilicifolia*）在黔中典型喀斯特石质山地上广泛分布，是喀斯特森林演替系列中，从灌木林阶段到森林阶段都有分布的常见树种之一。基于其较强的萌芽能力，在人为干扰下，根兜萌生大量萌条，形成庞大的萌株种群，生活力强，覆盖地面面积大，形成森林环境能力强，在退化喀斯特森林自然恢复中有重要作用。对其生物量构成的研究，有利于进一步阐明萌株种群的结构、生物量分配，竞争能力的形成以及形成森林环境，促进恢复演替的功能。对于深入了解月月青的生物生态特性亦是非常重要的。

本文是对生物量估测模型构建，萌株及萌株种群生物量构成和群落中月月青基株种群生物量等几方面进行的初步研究。

---

* 余清国参加野外调查工作，司健现工作于贵州省三都拉揽林场。

1 研究地点和研究方法

本研究在贵州省修文县国家“八五”科技攻关课题“乌江流域喀斯特石质山地困难地段人工造林和植被恢复”试验区内进行，其地理位置、地质、地貌、土壤、植被等自然条件情况见贵州修文喀斯特森林土壤种子库研究一文。研究萌株及萌株种群生物量构成的样地海拔 1150～1190m，群落优势种为月月青、烟管荚蒾（*Viburnum utile*）、细叶铁仔（*Myrsine africana*）和旌节花（*Stachyurus chinensis*）等，月月青种群密度 5125～9812 株/hm^2（按萌株数统计），群落盖度 40%～70%，群落高度 3～4 m，人为干扰等级强烈。

本研究与萌株种群结构，生长动态研究一起进行，一丛月月青为具有相同遗传基础的一个基株，为一个构件种群，它由若干不同年龄、高度、粗度的萌株构成，特称其为“萌株种群”。生物量测定是在常规群落学调查基础上，分别测量各萌株的年龄、地径（胸径）、高度。伐倒后分别干、皮、枝、叶称其鲜重。同时挖取基株的根系分别根兜、主根、Ⅰ级侧根、Ⅱ级以上侧根称其鲜重 。分别取含水量样品（叶为 30 克，其余组分均为 50 克），在 80℃恒温下烘至恒重，计算含水量并把鲜重换算成干重 。

本研究共完成 68 个萌株地上部分生物量样本采集，其中 39 个萌株分别各组分进行生物量测定，其余合并成地上部分生物量进行测定，还挖取 10 个基株的根系进行生物量测定。群落内月月青生物量用模型进行估测。

2 研 究 结 果

2.1 生物量估测模型构建

相对生长法仍是目前生态学文献和测定森林生物量时应用最多的一种方法（冯宗炜等，1999）。本研究采用萌株的地径（D）、树高（H）以及（D^2H）做自变量用线性模型，幂函数模型，分别干、皮、枝、叶和地上部分生物量进行模型的拟合，并以相关系数高低进行比较，筛选出下列模型作为生物量估测的最佳模型。

$W_{干} = 14.96174(D^2H)^{0.970264}$　　$r = 0.9685$

$W_{皮} = 5.15420(D^2H)^{0.7079}$　　$r = 0.9382$

$W_{枝} = 5.92579(D^2H)^{1.011227}$　　$r = 0.9465$

$W_{叶} = 11.4556\ D^{2.0036}$　　$r = 0.9593$

构建上述模型的样本，D 为 1.36～10.0cm，H 为 1.05～5.00m，生物量 W 单位为 g，样本数为 39。

$W_{地上} = 38.17928(D^2H)^{0.901545}$　　$r = 0.9883$

构建地上部分生物量模型的样本，D 为 0.25～10.0cm，H 为 0.14～5.00m，生物量 W 单

位为 g，样本数为 68。

只要测量萌株的地径和高度，代入上述模型即可获得萌株地上部分生物量和各组分的生物量。样本自检表明拟合的精度较高，互检表明上述各组分生物量模型的估测值之和与地上部分生物量模型估测值极相近。如地径 1.36cm，株高 1.05m 的萌株，按分量公式和地上部分生物量公式估测的地上部分生物量分别为 69.54g 和 69.46g，相差 0.12%。地径 5cm，株高 2.5m 的萌株，按分量公式和地上部分生物量公式估测的地上部分生物量分别为 1588.16g 和 1580.80g，相差 0.47%。萌株种群的生物量可从各萌株生物量累加获得。

2.2 不同年龄萌株生物量构成

由于研究地区人为干扰如樵采、火烧等较严重，萌株的年龄不大。根据 68 个生物量测定样本的年龄统计，最大年龄为 16 年，最小为 1 年，10 年以上的萌株只有 5 个，占 7.35%，6 年生以下的萌株合计 53 个，占 77.94%，而 1～2 年生的萌株有 23 个，占 33.82%，各年龄萌株的生物量构成见表 1。

表 1 月月青不同年龄萌枝地上部分生物量构成 单位：g

年龄	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	13	14	16
样本数	7	16	7	10	4	9	2	5	3	1	1	1	1	1
干			38.59	118.68	316.50	554.17	437.72	581.69	1439.42	800.80	4255.47	4390.68	1834.98	7022.10
皮			9.55	19.15	42.36	74.37	70.35	77.55	150.98	107.22	313.16	397.75	245.33	533.68
叶			18.74	79.37	111.33	180.64	155.05	233.86	384.80	171.83	895.40	860.92	338.81	1155.50
枝			15.47	66.56	108.72	199.92	379.36	405.23	679.58	884.30	2012.40	1986.68	725.91	2036.62
地上部分	10.40	17.14	82.35	283.76	587.91	1009.10	1042.48	1298.33	2654.78	1964.25	7076.93	7636.03	3171.93	10747.9

表列数字为各年龄萌株各组分生物量的实测值的平均值。1～2 年生萌株没有分别组分进行测定，故仅有地上部分生物量实测值。

材料表明：各年龄萌株的生物量分异较大，以数量最多的 6 年生和 4 年生萌株为例统计表明，其干、皮、枝、叶生物量的变动系数分别为 54.98%，7.44%，29.91%，17.35% 和 38.63%，7.59%，22.47%，31.27%。可以看出干重的变异系数最高，皮重变异系数最低，枝、叶重变异系数居中。相同年龄萌株生物量的分异是由于人为干扰以及所造成的不确定因素形成的。45 株 3～16 年生萌株样本统计表明，地上部分生物量的构成中，树干、枝、叶、皮的比例分别为 57.45%，25.11%，12.09% 和 5.38%。显然，枝生物量所占比例较高是显著特点。茂兰喀斯特森林树种生产结构研究表明(朱守谦等，1995)：山脊针叶树种如 70 年生华南五针松(*Pinus Kuangtungensis*)枝生物量占地上部分生物量的 51.05%，第一亚层落叶阔叶树枝生物量比例平均 16.54%，最高可达 31.05%。常绿阔叶树枝条生物量比例平均为 19.71%，最高可达 33.45%。第二、三亚层树种枝生物量比例平均为 20.76%，最高达 26.04%。这里的研究结果与茂兰喀斯特森林的研究结果一致，看来枝生物量的增加有利于对生态空间的占领和扩大，使月月青在竞争中处于有利地位，对于环境改善促进演替也是很有意义的。

材料还表明，生物量的累积与年龄有明显正相关，表明16年前月月青萌株的生物量积累仍处于上升期。它们的相关关系的数学表达可以是

$W_{干} = 2.3711\ A^{2.8008}$　　$A \in 3 \sim 16$　　$n = 12$　　$r = 0.9596$

$W_{皮} = 0.8990\ A^{2.2656}$　　$A \in 3 \sim 16$　　$n = 12$　　$r = 0.9768$

$W_{枝} = 1.2227\ A^{2.7823}$　　$A \in 3 \sim 16$　　$n = 12$　　$r = 0.9651$

$W_{叶} = 3.3021\ A^{2.0468}$　　$A \in 3 \sim 16$　　$n = 12$　　$r = 0.9230$

$W_{地上} = 6.1747\ A^{2.6529}$　　$A \in 1 \sim 16$　　$n = 14$　　$r = 0.9802$

可以看出幂函数的指数值以干生物量最大，枝与其接近，皮和叶的指数值相近，以叶为最小。相关系数较高，都达极显著程度。

2.3 萌株种群生物量及其构成

实测8个萌株种群生物量见表2。

表2 月月青萌株种群生物量构成 单位：kg

种群号	干	枝	叶	皮	地上部分	根兜	Ⅰ级侧根	Ⅱ级侧根	主根	地下部分	合计	地下部分比率(%)
1	1.88	1.97	0.51	0.32	4.68	0.52	0.94	0.44	0.43	2.33	7.01	33.24
2	9.26	3.94	1.76	0.94	15.90							
3	1.84	0.57	0.55	0.23	3.19	0.45	0.49	0.18	0.45	1.57	4.76	32.98
4	1.17	0.56	0.43	0.11	2.27	0.23	0.27	0.12	0.31	0.93	3.20	29.06
5	5.52	2.28	1.01	0.43	9.24	1.15	2.42	0.57	1.84	5.98	15.22	39.29
6	3.29	1.88	1.51	0.43	7.11	1.40	1.37	0.73	0.74	4.24	11.35	37.36
7	4.13	1.83	1.70	0.62	8.28	2.59	3.18	0.95	0.63	7.35	15.63	47.02
9	0.53	0.32	0.49	0.08	1.42	0.51	0.58	0.14	0.20	1.43	2.85	50.18

表列材料中2号种群生于石缝中，根系无法挖出，故地下部分生物量缺失。7个种群的地上部分生物量变化于1.42～9.24kg，平均5.17kg。地下部分生物量变化于0.93～7.35kg，平均3.40kg。总生物量变化于2.85～15.63kg，平均8.57kg。这与基株年龄大小，萌株数量多少，生长状况有关。显然这又因人为干扰程度不同而异。从生物量的构成来看，具有3个明显特点：其一，枝条生物量占地上部分生物量比例较高，变化于17.87%～42.09%，平均25.65%，且相对稳定，75%的样本其枝条生物量占地上部分生物量的比例在平均值±0.58范围内。其二，地下部分生物量比例较高，变化于29.06%～50.18%，平均39.67%。较其他森林生态系统为高，如华山松(*Pinus armandi*)林15.10%～17.11%，辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林25.5%，桦木(*Betula* spp.)林22.55%～25.83%，亚热带东部常绿阔叶林20.5%～23.7%，亚热带西部常绿阔叶林18.7%～30.4%等。其三，地下部分生物量构成中，根兜生物量的比例较高，变化于19.23%～35.66%，平均28.41%。萌株种群的生物量相对较低，是与基株年龄较小，生物量积累因遭干扰而发生中断有关。

2.4 群落中月月青种群的生物量

用本研究建立的生物量模型 $W_{地上} = 38.17928(D^2H)^{0.901545}$ 估测了基株种群的地上部分生物量，再按地上地下生物量平均比率 1.5133 估测了基株的地下部分生物量，累计即得群落内月月青的生物量，见表 3。

表 3　月月青基株种群生物量

样地号	面积	月月青	萌株数	地径 cm		高度 m		生物量 kg		
	(m^2)	丛数	(条)	平均	最大	平均	最大	地上	地下	小计
67	160	47	238	2.24	3.50	1.39	2.30	55.95	36.97	92.92(5807kg/hm^2)
69	160	76	482	2.36	3.20	1.95	2.50	177.84	117.32	295.16(18448kg/hm^2)
68	160	29	111	2.19	4.50	1.85	2.70	34.14	22.56	56.70(3544kg/hm^2)

样地分别位于海拔 1 150～1 190m，坡度 9°～36°，坡向 SE－SW，坡位依次为上、中、下。

材料表明在月月青略占优势的三个群落中，其生物量分别为 5.807t/hm^2、18.448t/hm^2 和 3.544 t/hm^2。显然其生物量高低与种群大小(丛数、萌株数)以及年龄(地径和高度)有关，而与立地条件的关系因数据不足还难以分析。有待进一步研究。

3 讨　论

3.1　月月青萌株和基株生物量的构成有其特殊性。如枝条生物量、地下部分生物量、根兜生物量比例较高，是与树种特性、立地生境、干扰特征等息息相关的月月青是小乔木，但在人为干扰影响下常成丛状，主干不明显，这是造成枝生物量比例较高的原因之一。人为干扰和严酷生境下，环境压力使枝条充分扩展的个体有较强的竞争力和较高的生存几率，这种选择压力造成枝生物量比例较高的性状形成。同样的原因也造成了生物量构成中地下部分根系生物量的比例较高，看来这个特点更为突出。喀斯特生境的严酷，根系充分扩展既有利于植物在少土多石，土壤浅薄，不连续的特殊生境中提高稳定性，减少强风暴雨等外力造成树倒的几率。也有利于吸收更多养分，扩展地上空间，保持较高生存力和生活力，也是与环境长期协调适应的结果。人为干扰对地上部分的砍伐，火烧，导致地上部分生物量积累的中断，更加大了地下部分生物量的比例。根兜生物量比例较大有一定生态意义，月月青萌株的产生多数在根兜部位，少数在侧根上，根兜生物量较高意味着形成萌株的潜力较大。

3.2　树木生物量的积累是光合产物积累和新陈代谢的结果，有其一般性的共同规律，如树干生物量的逐年积累，枝条生物量的积累和移出(枯死)，叶的生物量因常绿、落叶等习性而异。生物量积累和分配的格局与树木的构筑型、生活史、立地生境、干扰等众多因素相关。从单纯生物量测定发展到生物量分配格局及其形成原因的研究，使生物量研究的空间更大，也更有利于进一步认识生态现象，阐明生态规律。我们曾尝试用群落生物量的变化来表征森林自然恢复过程的特征和自然恢复的程度(喻理飞，1998)，这是今后生物量研究中应予以重视的一个方向。

3.3 研究地区月月青生物量的变化，除受物种特殊性和自然条件影响外，与干扰的种类、强度、频度等密切相关。干扰的定量研究是较困难的，控制条件下模拟干扰的实验生态研究，在阐明月月青生物量变化和揭示生态规律方面会有所作为，这应是今后深入研究的课题和广泛应用的手段。

A STUDY OF BIOMASS CONSTRUCTION OF *ITEA ILICIFOLIA*

Zhu Shouqian Zhu Xiaoke
(Forestry Department of Guizhou University)
Si Jian Zhao Yunlong
(Forestry Department of Guizhou Province)

Abstract

Using the actual samples, the biomass construction of *Itea ilicifolia* sprouting at different ages was studied and the correlation model between biomass and sprouting age was formed. The biomass of *Itea ilicifolia* sprouting population and its construction were studied. The biomass model for *Itea ilicifolia* sprouting was established by a relative growth, and the model estimated the biomass of *Itea ilicifolia* population under the community. This paper discussed the specificity and cause of biomass construction for *Itea ilicifolia*, and proposed the future program for the study.

Key words: *Itea ilicifolia* Sprouting, Genet population, Biomass construction, Relative growth

月月青种群生态学研究

——萌枝种群的形成和扩展

赵云龙　　　　　朱守谦　祝小科

（贵州省林业厅）　　（贵州大学林学系）

摘要：本文运用现代种群生态学中构件结构理论的基本思想和方法，对喀斯特森林中的主要树种——月月青的萌枝种群生态进行了研究。结果表明：在黔中地区，月月青的有性繁殖明显受抑，萌枝是月月青的主要更新方式。干扰是影响萌枝产生的重要因素，同时，萌枝的发生动态及生长过程也与干扰密切相关。月月青萌枝的空间分布与散生竹不同，而与丛生竹相似。萌枝种群生物量的分配因其所受干扰程度的不同而不同。

关键词：月月青　基株种群　萌枝种群　喀斯特

英国著名植物生态学家 J. L. Harper(1977)认为，植物种群内有由遗传单位形成的个体种群和由无性繁殖所形成的构件种群两个结构水平。前者指直接由种子形成的个体种群——基株种群(genet population)；后者指由构件所组成的构件种群(modular population)。所谓构件是指一个多细胞结构的重复单元，在植物中如一个具腋芽的叶片，一个分生组织、一个分蘖或一个茎叶系统都是一个构件单元。过去，关于植物种群生态学的研究大都在基株种群结构水平上进行。但由于植物具有无限的分生生长过程，复杂的构件结构和生长的可塑性以及多样的繁殖特性，其种群的大小和密度的调节与适应，种群的动态与稳定，种群对环境资源的利用程度与效率，都是两个种群结构水平在环境的作用下的综合反映。

喀斯特森林因其特殊的生境条件和群落结构，其中有相当数量的树种具备无性更新(树干不定芽萌发或根蘖条等)能力，无性更新利用原有母体根系及贮藏的营养物质，更新幼体常具有较强的抗性和耐性，生长迅速，较之有性更新更为可靠。这在生境严酷的喀斯特对于森林的自我更新有极为重要的意义，是自然选择的结果(朱守谦，1987)。这些具无性更新能力的树种，它们多以无性繁殖或称克隆生长(clonal growth)进行个体数量的补充和增殖，因此，种群数量变化主要表现在构件的数量而非基株数量的变化上。B. Schmid(1985)认为，这种增殖方式对于群落中特定种多度的影响要远大于种子扩散的作用。无性繁殖是喀斯特森林群落中许多树种的重要特性。对于树种本身而言，虽然因种类不同对干扰造成的影响的反应有多种方

式、但那些以无性繁殖为主要增殖形式的种对干扰的反应则主要表现在构件数量的大小的变化上，因此，从构件种群层次上对这些树种进行研究具有重要意义。R. Levins(1969)提出了 metapopulation 一词，把它视为一个更高层、更宏观的种群概念，J. White(1979)把它视为某种植物的形态学单元的集合，具有更微观的趋势。metapopulation 在这里视为微种群或 meta－种群，与构件种群的涵义是同义的。

月月青(*Itea ilicifolia*)是喀斯特地区的常见树种之一，在湖北、云南、四川和贵州均有分布。在贵州，成片的分布以黔中的贵阳、安顺、平坝、修文、息烽等石灰岩低中山最为突出，海拔多在1 000～1 300m，分布的海拔上限可达1400m(周政贤，1992)。由于它具有适应性强、耐干旱瘠薄，萌芽更新易等特点，从而在该地区喀斯特森林的演替中有重要作用。目前，我们对月月青的生物生态学特性还知之甚少，尚难以根据其生物生态特性制定相应的经营措施，以充分利用这个树种在植被恢复中的作用。因此，研究月月青的繁殖生态，不仅具有理论意义，而且也有一定的实用价值。

1　研究区域自然概况及研究方法

1.1　自然概况

研究区域自然概况见月月青在喀斯特森林中的作用和地位一文。

1.2　研究方法

在群落调查的基础上，分别在各演替阶段和不同坡位选择月月青分布较为集中的、具典型喀斯特石质山地特征的14个样地进行月月青种群生态研究。调查各丛月月青所有萌枝的地径(胸径)、树高、冠幅、生长状况，各丛月月青的冠幅、所占地表面积、丛数等，每个样地都进行环境因子测定，其内容和结果如表1所示。

分别从两个层次对月月青种群生态进行了研究：第一个层次是以一个样地中的月月青为对象进行研究，并分别以月月青基株数(已往所指的个体，即一个遗传单位)和月月青萌枝数为统计单位进行统计。月月青基株的各项指标均以其中地径最大的一萌枝指标来表示(钟章成，992；刘庆，1995；黎云祥 1995)。另外，选择具有代表性的10丛月月青萌枝种群，先测各萌枝种群的丛冠幅及各萌枝的冠幅，然后对萌枝种群中各萌枝进行编号、砍伐，测各萌枝的年龄、地径、树高，作萌枝水平分布图，挖出所有根系，测根幅、主根数量、侧根数量、主根粗度、长度以及部分侧根粗度、长度，测定各萌枝的干、皮、枝、叶鲜重及各萌枝种群的根蔸、主根、侧根的鲜重。取样品在80℃恒温烘到恒重，计算含水率并换算成干重。野外同时做树干解析以了解生长过程。

为了确定萌枝的年龄，根据做树干解析67株样木的305个圆盘，建立带皮直径与去皮直径的回归式：　$D_{带} = 0.0976 + 1.0273 D_{去}$　　$r = 0.9957^{**}$

再用各地径圆盘的各龄阶去皮直径，通过上述回归式求得带皮直径并与相应的年龄建立

线性回归式：　　　　$A = 2.1899 D_{带} - 0.6119$　　　　$r = 0.9936^{**}$

经检验，该式的剩余标准差为1.26(年)，这对于月月青年龄结构的分析来说是足够精确的，因此，可以通过该式用月月青的带皮地径来估测年龄。

表1　14个样地上月月青种群及其环境因子概况

样地号	地　点	群落优势种排序(1)	海拔高度(m)	坡向	坡位	坡度(度)	种群密度(株/hm²)	种群径级度(2)	群落盖度(%)	群落高度(m)	土壤厚度(cm)	基岩裸露率(%)	干扰等级(3)
18	贵阳阿哈湖	Ii-Pf-Qf-Ma	1130	S65°E	中部	25	52187	5	50	2	40	10	D
20	安顺头铺	Pl-Cp-Cs-Lc	1220	N5°W	中部	37	385	8	80	12	30	35	A
25	普定青定山	Lh-Pl-Ii-Mc	1250	N65°W	中部	53	579	7.5	90	12	40	40	A
36	贵阳三桥	Ii-Ll-Ch-Pf	1140	S10°W	中部	35	12188	13	90	6	>60	5	C
50	花溪甘荫塘	Ii-Ll-Cs-Vd	1120	S35°W	下部	20	14438	8	70	5	50	10	C
67	修文谷堡	Ii-Vu-Ma-Sc	1190	S10°E	上部	36	9812	5	40	3	20	40	D
68	修文谷堡	Ma-Ii-Pl-Ch	1150	S14°W	下部	9	7625	5	70	4	>60	3	D
69	修文谷堡	Ii-Ma-Pf-Sc	1170	S18°E	中部	24	5125	5	60	3	40	20	D
70	花溪董家堰	Ii-Cp-Zs-Rh	1160	N70°W	上部	45	4563	15	80	7	40	25	B
72	修文谷堡	Pl-Ii-Ch-Ma	1130	S50°W	下部	15	13250	6	85	4	50	5	D
73	花溪水库	Ii-Pl-Ma-Ch	1140	S70°E	上部	40	2250	15	75	7	35	25	B
74	花溪水库	Ii-Ma-Pl-Lc	1120	N80°E	中部	25	3375	8	60	5	50	20	B
75	花溪碧云窝	Ii-Rh-Pf-Ma	1120	N50°W	中部	20	11250	9	70	5	50	30	D
79	花溪董家堰	Ii-Ma-Pl-Ll	1100	S35°W	下部	10	16125	14	95	7	>60	1	C

(1) 按树种显著度从大到小排列取前4种。

Ch:川榛(*Corylus heterophylla* var. *sutchuensis*)　Cp:云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)
Cs:朴树(*Celtis sinensis*)　Ii:月月青(*Itea ilicifolia*)
Lc:香叶树(*Lindera communis*)　Lh:硬斗石栎(*Lithocarpus hancei*)
Ll:女贞(*Ligustrum lucidum*)　Ma:细叶铁仔(*Myrsine africana*)
Mc:安顺润楠(*Machilus cavaleriei*)　Pf:火棘(*Pyracantha fortuneana*)
Pl:圆果化香(*Platycarya longipes*)　Qf:白栎(*Quercus fabri*)
Rc:盐肤木(*Rhus chinensis*)　Rh:亮叶鼠李(*Rhamnus hemsleyana*)
Sc:旌节花(*Stachyurus chinensis*)　Vu:烟管荚蒾(*Viburnum utile*)

(2)由样地中10株最大地径的月月青的平均值求得。

(3)干扰等级是根据群落样地调查的数据及访问当地居民所得线索进行划分。

A　为受保护较好，近100年内基本无人为干扰，但存在自然干扰；

B　为曾受过一定的人为干扰，停止干扰后经历30~50年的自然演替，自然演替过程中基本无人为干扰；

C　为受到经常的以樵采为主的轻度人为干扰，多分布在距村庄较远处；

D　为受到经常的强烈人为干扰，多分布在村庄附近。

2 结果与分析

2.1 月月青的有性繁殖

植物种群要开拓新的生境，或者在它已经生存的空间持续存在，必须通过种子，或其他无性繁殖体的传播。种子在种群扩大分布和稳定地占据其已生存的空间上具有重要的意义。其中种子本身的质量则具有决定性作用。

月月青果序总状顶生，长 15 ~ 20cm，子房半下位，蒴果长约 6mm，每个果实内含种子28 ± 11粒。种子千粒重为 0.0987g。

许多植物从开花到种子成熟阶段，即种子扩散前阶段，经历着环境变化和自我调节的过程。因此，它们的胚珠往往只有一小部分最终发育成为成熟的种子，根据 Fenner M.(1985)的研究，在种子扩散前阶段胚珠和种子死亡的主要原因有四个方面：授粉失败，资源缺乏，被捕食，由于遗传缺失而引起的发育失败。胚珠和种子的死亡在月月青中表现明显，据测定，月月青种子的发芽率很低，约为 7%，未发芽的种子中未成熟种子的比例较高，约占 70%，其余的种子大部分是因遭昆虫捕食而损害，所以月月青种子在扩散前就有 90%以上因授粉不良、资源竞争和昆虫捕食等而损失，大大地影响其更新补充能力。

种子是植物生活史中惟一能够迁移的一个阶段，而植物成功的更新则依赖于它们种子扩散到能够发芽并长成幼苗的地方，这个地方 J.L.Harper(1977)称为"安全岛"(Safesite)。种子扩散过程常常决定于多种因素：如种源、种子状况、扩散营力等等。据观察，月月青的种子在 12 月至次年 1 月成熟，成熟后蒴果裂开，包藏在果壳内的种子就暴露在外，由于其极轻极小，陆续随风而飘落，扩散到离母树很远的地方。这一过程可持续较长时间，据观察，至次年 4 月下旬仍有 20%的种子留在果壳内。因此，月月青种子扩散空间较广及扩散持续时间较长。显然，这对种子扩散是有利的。

种子通过扩散到达地面，进入土壤种子库后，再萌发补充到种群中去，是种群生活史的一个重要环节，是从潜在种群转化为现实种群的过程。这个过程的完成受众多方面因素的影响：一是种子的质量和习性，它包括种子的大小、寿命、休眠特性等；另一方面是地表环境条件的空间异质性，它包括物理环境、化学环境，也涉及生物环境，集中表现为种子发芽成苗所需的生态因子及其综合的满足程度。月月青的种子极小，寿命较短，不具休眠特性，通过扩散到达地面后如遇不到适合环境及时生根发芽就会迅速丧失生活力。也由于喀斯特地区生境较为恶劣，临时性干旱较为频繁，月月青实生幼苗受其影响较难存活，频繁的放牧、火烧等干扰更加剧了这种死亡。另外，月月青是较为喜光的树种，其幼苗难以忍受较长时间的遮荫，因此除在无灌草覆盖的新鲜土壤上能看到月月青实生幼苗外，在林下则极为罕见。所调查的 79 个样地中很少出现月月青实生幼苗，有性繁殖受抑是很明显的事实。

2.2 月月青的构件种群生态

2.2.1 月月青萌枝的普遍性及其数量变化

月月青有性繁殖受抑，自然选择的压力使其无性繁殖能力强化，特别是在干扰频繁的地段。自然情况下月月青常先以种子侵入的方式实现对生境的占领和资源的利用，当种子落入适于其萌发的生境时，便萌发形成第一株月月青，我们称其为月月青的母株。由于自然和人为的干扰无时无刻不存在，去顶断梢等使月月青的顶端优势被打破，在其茎与根的过渡区即根颈部位产生不定芽萌发而形成萌枝。随着萌枝的生长，其茎基部位亦逐渐扩大，并与母株的根颈部位相连而形成根蔸，在其上又产生不定芽，参与以后的各次无性繁殖，依此类推，根蔸逐年扩大，萌枝数量不断增多，逐渐扩展成丛。根据14个样地月月青萌枝的调查结果(表2)，各样地中的月月青都具有萌枝繁殖能力，平均每丛月月青的萌枝数在1.52～9.06之间，说明月月青的萌枝现象在喀斯特地区较为普遍。不同样地中萌枝数量、平均地径和萌枝种群平均基面积因其地形部位、演替阶段的不同而差异显著。

表2 各样地月月青萌枝情况

样地号	干扰等级	演替阶段	地形部位	萌枝种群平均萌枝数	萌枝平均地径(cm)	萌枝种群平均基面积(cm^2)
18	D	B	坡中部	9.06±7.77	0.86±0.82	14.29±12.64
20	A	E	坡中部	3.40±3.12	4.26±3.66	88.55±81.77
36	C	D	坡中部	3.40±3.12	4.26±3.66	88.55±81.77
50	C	C	坡下部	4.11±3.52	2.31±2.27	37.87±33.13
67	D	B	坡上部	7.43±4.56	1.45±1.37	23.28±22.29
68	D	B	坡下部	5.86±5.70	1.69±1.52	23.71±22.88
69	D	B	坡中部	3.81±2.13	2.04±1.17	26.51±23.91
70	B	D	坡上部	4.18±2.86	6.26±5.21	236.59±210
72	D	C	坡下部	7.07±5.42	1.23±1.06	19.54±16.88
73	B	D	坡上部	1.52±1.16	7.62±5.89	123.64±115.68
74	B	C	坡中部	3.12±2.26	2.89±2.66	38.80±35.82
75	D	C	坡中部	7.41±5.48	2.63±2.41	61.05±55.37
79	C	D	坡下部	5.22±4.58	2.82±2.24	88.73±81.62

注：萌枝种群平均基面积指样地内萌枝种群基面积的平均数，萌枝种群基面积指萌枝种群内所有萌枝的树干基面积之和。干扰等级A,B,C,D见表1。演替阶段B灌木林阶段,C灌乔过渡阶段,D乔林阶段,E顶极乔林阶段。

影响月月青萌枝产生的生态因素较多，这里我们选取了干扰强度、演替阶段及地形部位等3个对月月青萌枝的产生具较明显影响的因素进行分析。由于这些因子均为非数量因子，应用多元数量化理论Ⅰ，共设3个项目，11个类目，采用综合数学模式

$$y=\sum_{j=1}^{M}\sum_{k=1}^{x}C_{jk}\sigma_i(jk) \qquad 其中\ \sigma_{jk}\begin{cases}1 & 当所研究单元的因子\ xj\ 取\ k\ 类时\\0 & 否则\end{cases}$$

得出影响月月青萌枝数量的数学综合模型为

$$y = 1.0297 + 1.41627\sigma_{i(11)} + 0.17796\sigma_{i(12)} - 0.29541\sigma_{i(13)} + 5.5752\sigma_{i(21)} + 5.8715\sigma_{i(22)} + 2.8203\sigma_{i(23)} + 0.6635\sigma_{i(31)} - 0.0297\sigma_{i(32)}$$

综合方程的复相关系数为 0.8468，偏相关系数由高到低依次为干扰状况(x_2)0.6337，演替阶段(x_1)0.4764，地形部位(x_3)0.2074。说明影响月月青萌枝数量的主要因子是干扰，其次为演替阶段，而地形部位的影响较小。

祝小科等曾就干扰对月月青萌枝产生及其数量的影响做过实验生态学的研究(祝小科，2000)。实验结果表明，月月青在砍伐后的第一、二、三年均有萌枝产生，其中以第一年产生的萌枝数量最多，平均每丛新生萌枝数为 32 株，第二、三年新生萌枝数急剧减少，分别为 8 株和 1 株，说明干扰是月月青萌枝产生的重要驱动力，其作用机理主要是干扰解除了月月青的顶端优势，从而促进了月月青萌枝的产生。

2.2.2 月月青萌枝种群的空间分布

前已述及，干扰频繁情况下，月月青常形成由众多萌枝形成的植丛，若视每一植丛为一个萌枝种群，可从 meta 种群的角度对其进行深入的研究。

由图 1 可以看出，在一个萌枝种群内，随着萌枝的不断产生，其数量逐渐增多，占据的地表面不断扩大，因此，萌枝是月月青种群对周围空间“开发”的一种有效方式。

萌枝种群的扩展除受年龄影响外，还受生境条件的制约。其开拓方向更受小生境的限制，土厚的地段基本上是均匀地向种群的外缘扩展，而在岩石裸露率较高的地段则向有利于生长的地方(石沟、石缝)着生。这也反映了其开拓利用空间的“搜索”能力强(董鸣，1996)，是其对空间充分利用的一种适应。

各次萌枝更新所产生的萌枝与母枝(相对于其所产生的萌枝而言)间的距离随萌枝产生次序的增加有逐渐缩短的趋势(表 3)。这主要是由于所调查的这几丛月月青是在经历了反复多次的强烈干扰后，由具有较大年龄的根蔸萌生而成。刚开始时所产生的萌枝可能出现在根蔸的各个地方，相距较远，而随后所产生的萌枝则主要集中在较大萌枝的周围，因而相距较近。此外，由于相距较近的萌枝间竞争强烈，而使得各次萌枝中相距较近的萌枝中有一部分随着年龄的增长而逐渐死亡，只留下相离较远的一或数株萌枝，这也使得萌枝与母枝间的距离随萌枝产生次序的增加而逐渐缩短。

表 3　各级萌枝与母枝间的距离(cm)

萌枝产生次序	C5 号萌枝种群	C8 号萌枝种群	C7 号萌枝种群	C4 号萌枝种群
第一次	10.58	5.54	18.54	41.47
第二次	5.54	32.89	12.76	23.73
第三次	8.67	9.18	5.40	31.26
第四次	6.54	12.31	6.96	12.74
第五次		4.35	5.80	
第六次		13.66	7.11	
第七次		5.98	3.31	

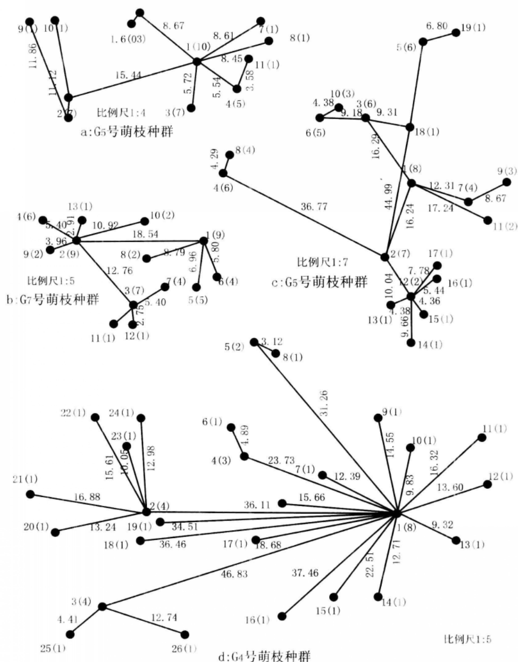


图 1　月月青萌枝种群分布格局图

注：黑点旁的数字表示各萌枝在萌枝种群内的次序，(　)内数字表示年龄，单位为年，连线旁的数字表示两分株间的距离，单位为 cm。

2.2.3 月月青萌枝发生动态

根据对不同干扰条件下的4个样地中44个月月青萌枝种群的调查结果可得表4。从表中可以看出，萌枝种群内萌枝的形成不是连续的，而是间断的，且间隔时间的长短差异极大。说明月月青的萌枝的产生不像种子大小年那样有规律可循，产生这种现象的主要原因在于萌枝的产生与外界干扰(包括自然干扰和人为干扰)密切相关，由于干扰往往是无序的，因而导致了萌枝产生的无序性。

表4 月月青无性繁殖的数量特征表

萌枝种群号	$A_1(n_1)$	$A_2(n_2)$	$A_3(n_3)$	$A_4(n_4)$	$A_5(n_5)$	$A_6(n_6)$	$A_7(n_7)$	$A_8(n_8)$	$A_9(n_9)$	$A_{10}(n_{10})$
1-1	6(2)	4(2)	2(2)	1(3)						
1-2	10(1)	6(1)	5(2)	4(3)	3(4)	2(5)	1(4)			
1-3	4(1)									
1-4	5(1)	4(2)	3(3)	2(5)	1(5)					
1-5	3(1)	2(2)								
1-6	7(1)	6(1)	3(1)	2(5)	1(3)					
1-7	8(1)	7(2)	5(2)	4(3)	3(4)					
1-8	4(1)									
1-9	9(1)	7(2)								
1-10	5(1)	4(3)	2(1)	1(2)						
1-11	7(1)	6(3)	5(1)	4(2)	2(1)	1(4)				
1-13	8(1)	7(1)	6(1)	5(2)	3(2)	2(1)	1(3)			
1-14	10(1)	5(1)								
1-15	13(1)	9(2)	6(2)	4(1)	2(2)	1(1)				
2-1	23(1)									
2-2	14(1)	7(1)	4(1)							
2-3	13(1)	11(2)								
2-4	23(1)	16(1)	9(1)	3(1)	2(1)					
2-5	19(1)	16(2)	15(2)	13(1)	11(3)	9(1)	8(2)	6(3)	5(1)	1(4)
2-6	14(1)	7(1)								
2-7	11(1)	10(1)	9(1)	5(1)	1(1)					
2-8	8(1)	4(1)								
2-9	14(1)	13(2)	8(1)	7(1)	4(1)					
2-10	26(1)	21(1)	11(1)	3(3)	2(1)	1(2)				
2-11	11(1)									
2-12	10(3)	9(1)	7(1)	6(2)	4(1)	3(1)	2(1)	1(2)		
2-13	6(1)									
2-14	16(1)	13(1)	8(1)	5(1)	3(1)	2(1)	1(7)			
2-15	14(1)									
3-1	12(1)	4(1)								
3-2	13(2)	12(1)								
3-3	17(1)	9(1)								
3-4	18(1)									

续表

萌枝种群号	$A_1(n_1)$	$A_2(n_2)$	$A_3(n_3)$	$A_4(n_4)$	$A_5(n_5)$	$A_6(n_6)$	$A_7(n_7)$	$A_8(n_8)$	$A_9(n_9)$	$A_{10}(n_{10})$
3－5	19(1)									
3－6	20(1)	19(1)	1(1)							
3－7	23(1)									
3－8	27(1)									
3－9	34(1)									
3－10	35(1)	28(1)								
3－11	41(1)	40(1)								
4－1	17(1)									
4－2	20(1)									
4－3	11(1)									

注:1－n、2－n、3－n、4－n 分别表示样地68、50、73、20中的萌枝种群，其中萌枝的年龄是根据公式计算而得。A:表示萌枝年龄，下标表示顺序，n:表示该年龄所含萌枝数，下标表示顺序。

从表4还可看出，萌枝种群内萌枝产生时间间隔的长短因其所受的干扰的强度和频度不同而异。在经常遭受人为强烈干扰的群落(样地68)中，月月青萌枝种群各次萌枝产生的间隔时间较短，平均为1.76年，最大为7年，变异系数75%。在经常受到轻度干扰的群落(样地50)中，各次萌枝产生的平均间隔为4.19年，最小为1年，最大为23年，变异系数114.89%。在近30～50年无人为干扰的群落(样地73)中，月月青多数呈单株生长、萌枝产生的平均间隔为13.36年，最大为34年，最小为1年，变异系数85.22%。而在无人为干扰的群落中(样地20)中，月月青基本呈单株生长。

2.2.4 月月青萌枝的生长过程

从图2可以看出，各萌枝种群内萌枝径向生长过程均表现出不同程度的波动性，这是由于干扰使环境产生了波动。波动幅度因干扰作用大小的不同而异，在干扰较弱的稳定的生境中(如G1、G4)，萌枝径向生长过程显得较为平缓，而在干扰较为强烈的不稳定的生境中(如G2、G3、G5、G6、G7、G8)，萌枝径向生长过程起伏较大。

从图2及图1中可看出，萌枝产生的当年，其生长均比较迅速，但相应母枝的生长却受到抑制(如G5萌枝种群中的2、3号萌枝与1号萌枝、5号萌枝与1号萌枝；G7号萌枝种群中的3号萌枝与2号萌枝、6号萌枝与2号萌枝；G8号萌枝种群中的4、5号萌枝与2号萌枝、6号萌枝与3号萌枝)，其原因主要有两个方面：一方面是由于新萌枝主要是由于老萌枝受到干扰后而产生的，而干扰一般结果表现为老萌枝遭到破坏(如火烧、砍伐等)后生长受到抑制，因而使本来流向老萌枝的各种营养成分流向了新萌枝；另一方面是由于干扰后光照等生境条件得到改善，从而使新萌枝迅速生长。

2.2.5 月月青的生物量构成及分配

由表5可知，月月青meta种群平均生物量为29.86 kg，最高为120.45kg，最低仅2.89kg，变异系数达131.14%。平均地上部分生物量为20.05kg，最高为84.06kg，最低仅1.42kg，变异系数达136.86%。干(含皮)的生物量平均为13.88kg，最高为49.03kg，最低为0.62kg，变异系数

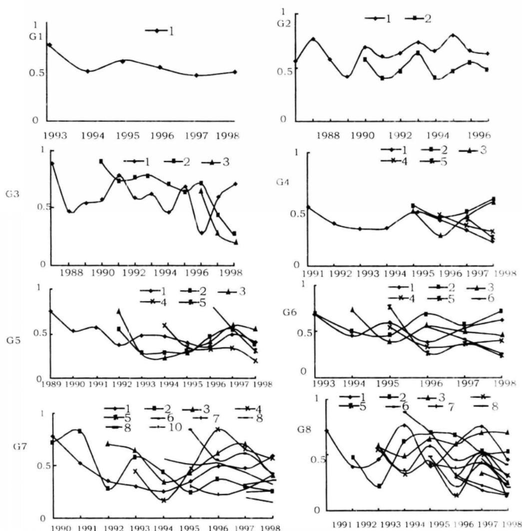


图 2 萌枝种群内萌枝径向生长过程。

横坐标:年代(年) 纵坐标:地径连年生长量(cm)

$G_1 \sim G_8$ 表示萌枝种群序号,图例中的数字为萌枝按年龄由大到小在各萌枝种群内所排序号。

143.24%。枝叶的生物量平均为 6.17kg,最高为 35.03kg,最低为 0.80kg,变异系数 123.62%。平均地下部分生物量为 9.80kg,最高为 36.39kg,最低为 0.95kg,变异系数 119.97%。根蔸的生物量平均为 3.32kg,最高为 12.76kg,最低为 0.23kg,变异系数 128.42%。主根的生物量平均为 2.01kg,最高为 7.66kg,最低为 0.20kg,变异系数 122.29%。侧根的生物量平均为 4.47kg,最高为 15.97kg,最低为 0.40kg,变异系数 114.17%。

月月青萌枝种群生物量的分配因其干扰程度不同也可分为两种类型:(1)轻微干扰型。包括 2,3,8,9,10 号萌枝种群,种群地上部分生物量占总生物量的比例为 67.2% ~ 70.7%,地下部分为 29.3% ~ 32.8%,地下与地上部分生物量之比近 1:2.2 左右。(2)严重干扰型。包括 1,

4,5,6,7 号萌枝种群,种群地上部分生物量占总生物量的比例为 49.1% ~ 66.7%,地下部分为 32.7% ~ 50.9%,地下与地上部分生物量之比近 1:1.5 左右,其中 1 号萌枝种群仅为 1:0.99。

表 5　月月青萌枝种群的生物量及分配

萌枝种群号	总生物量(kg)	地上部分(kg)						地上部分占总生物量%	地下部分(kg)								地下部分占总生物量%	地下与地上生物量比值
		小计	(%)	干皮	(%)	枝叶	(%)		小计	(%)	根蔸	(%)	主根	(%)	侧根	(%)		
1	2.893	1.420	100	0.616	43.4	0.804	56.6	49.1	1.428	100	0.509	35.6	0.201	14.1	0.718	50.3	50.9	0.99
2	3.222	2.277	100	1.283	56.3	0.994	43.7	70.7	0.945	100	0.231	24.5	0.315	33.3	0.399	42.2	29.3	2.41
3	4.750	3.191	100	2.065	64.7	1.125	35.3	67.2	1.574	100	0.450	28.6	0.448	28.5	0.676	42.9	32.8	2.03
4	7.006	4.671	100	2.193	47.0	2.478	53.0	66.7	2.335	100	0.518	22.2	0.429	18.4	1.389	59.5	33.3	2.00
5	11.352	7.106	100	3.713	52.3	3.393	47.7	62.6	4.246	100	1.404	33.1	0.736	17.3	2.105	49.6	37.4	1.67
6	15.233	9.247	100	5.956	64.4	3.292	35.6	60.7	5.986	100	1.152	19.2	1.840	30.7	2.994	50.0	39.3	1.54
7	15.633	8.239	100	4.702	57.1	3.538	42.9	52.7	7.349	100	2.592	35.3	0.625	8.5	4.131	56.2	47.3	1.12
8	42.554	28.632	100	20.605	72.0	8.027	28.0	67.3	13.922	100	4.804	34.5	3.456	24.8	5.662	40.7	32.7	2.06
9	75.505	51.657	100	38.647	74.8	13.010	25.2	68.4	23.848	100	8.856	37.1	4.343	18.2	10.649	44.7	31.6	2.17
10	120.449	84.056	100	49.030	58.3	35.026	41.7	69.8	36.393	100	12.755	35.0	7.663	25.1	15.975	43.9	30.2	2.31

月月青萌枝种群地下部分生物量中,侧根占根系生物量比值最高,为 40.7% ~ 59.5%,其次是根蔸,为 19.2% ~ 37.1%,主根最小,为 14.1% ~ 33.3%。根系各部分生物量随萌枝种群年龄的增大而增加。根蔸是产生萌枝的场所,其生物量占根系生物量的比值较高,为其上不定芽的产生及萌枝形成提供了良好的能量与物质基础。这种生物量分配特点对维持月月青的无性生殖、种群的稳定和发展起到重要作用。

3　结　　论

3.1　月月青的种子在扩散前因授粉不良、资源不足或昆虫捕食而严重影响其种子质量,发芽率极低,再加上扩散过程中的损耗及喀斯特地区生境的严酷,使得月月青种子在种群扩散过程中的作用被大大削弱。自然选择的压力使月月青无性繁殖能力得到强化,特别是人为干扰频繁的黔中喀斯特地区,依靠萌枝进行无性繁殖的现象极为普遍,是月月青进行更新的主要方式,干扰是月月青萌枝产生的主要原因。

3.2　萌枝的空间分布与散生竹不同,而与丛生竹相似。萌枝种群的扩展除受年龄影响外,还受生境条件的制约,尤其扩展方向更受小生境的限制。各次萌枝更新所产生的萌枝与母枝间的距离随萌枝产生次序的增加有逐渐缩短的趋势。萌枝种群内萌枝的形成不是连续的,而是间断的,间隔时间的长短与干扰的频度和强度密切相关。由于干扰使环境产生的波动使各萌枝种群内的萌枝径向生长过程表现出不同程度的波动性。

3.3　月月青萌枝种群生物量的分配因其所受干扰程度的不同而不同,在所受干扰较小的情况下,月月青地下与地上部分生物量之比为 1:2.2,在所受干扰较大的情况下,月月青地下与地上部分生物量之比近 1: 1.5。与相同生境下的其他树种相比,月月青地下部分生物量占

总生物量的比例明显较高。在月月青地下部分生物量中,侧根占地下部分生物量比值最高,其次是根蔸,主根最小。

STUDIES ON THE POPULATION ECOLOGY OF *ITEA ILICIFOLIA*

——FORMING AND EXTENDING PROCESS OF SPOUTING POPULATION

Zhao Yunlong　　Zhu Shouqian　Zhu Xiaoke
(Forestry Department of Guizhou Province)　(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

The paper studies the sprouting population ecology of *Itea ilicifolia* using the theory of moduler structure. The results are as follows: in center of Guizhou, the sexual reproductive of *Itea ilicifolia* was limited greatly, vegetative reproduction is the main approach of regeneration for *Itea ilicifolia* and disturbance is the main factor to influence the producing of spouting, meanwhile, the occurrence dynamics and growtrh processes of spouting are closely related with disturbance. The patial distribution of *Itea ilicifolia* sprouting is different from the scattered bamboos but similar with the fasciculate bamboos. The biomass allocation of sprouting population is different because of the disturbed degree.

Key words: *Itea ilicifolia*, Sprouting population , Genet population , Karst

月月青种群生态学研究
——种群的数量特征、年龄结构和分布格局

赵云龙　　　　朱守谦

（贵州省林业厅）　　（贵州大学林学系）

摘要：本文从基株种群和萌株种群两个层次对月月青种群的数量特征、年龄结构及分布格局进行了研究，结果表明：中等强度的干扰可促进月月青种群的发展，缺乏干扰或过于强烈的干扰均产生抑制作用；月月青种群的年龄结构和分布格局因干扰强度不同可分为几种不同类型。月月青种群的变化是由较低层次的萌枝种群的变化引起的，并在较高层次的基株种群上表现出来，进而影响到整个群落的结构和动态。

关键词：月月青　萌枝种群　基株种群　数量特征　年龄结构　分布格局　喀斯特

喀斯特森林退化的根本原因是干扰（喻理飞，1998），自然恢复实质上是生态演替。要合理调控自然恢复的过程，就要对主要物种从种群水平上进行研究。构件种群生态是当前植物种群生态学的研究热点之一（刘庆，1992；黎云祥，1995）。因此，从种群水平上，特别是从构件种群水平上对月月青进行研究，并和人为干扰联系起来，无疑具有较强的探索性和较高的起点。对于丰富植物生态学内容，促进学科发展，加速喀斯特地区森林植被的自然恢复有一定意义，对于其他种群的研究亦有参考价值。

1　自然概况及研究方法

见上文《月月青种群生态学研究——萌枝种群的形成和扩展》。

2　结果与分析

2.1　月月青种群的数量特征

调查结果表明，黔中地区的月月青在群落中的数量特征因干扰强度的不同而有较大差异

（表1）。

表1 月月青种群的数量特征

样地号	个体数（株/hm²）	相对多度	相对频度	相对显著度	重要值	人为干扰等级
18	52187	58.89	10.64	72.38	141.9	D
20	50	1.51	6.98	0.59	9.09	A
25	416	6.89	9.84	2.52	19.25	A
36	12187	40.24	22.22	60.01	122.47	C
50	14437	44.59	10.71	69.56	124.89	C
67	9812	16.92	11.82	34.15	62.82	D
68	5125	10.42	4.31	20.14	34.83	D
69	7625	8.39	15.82	31.53	71.52	D
70	4562	11.89	10.11	66.84	88.83	B
72	13250	22.71	11.11	24.11	57.93	D
73	2250	7.00	7.92	68.12	83.04	B
74	3375	9.66	5.06	49.49	64.2	B
75	11250	14.90	6.86	48.35	70.11	D
79	11637	54.63	12.99	73.12	140.73	C

各干扰等级下月月青在群落中的重要值由大至小依次为轻度人为干扰（C等级）> 人为干扰停止30～50年（B等级）> 经常强烈人为干扰（D等级）> 近100年中基本无人为干扰（A等级）。具体分析如下：月月青在受到经常的轻度人为干扰（C等级）的群落中重要值最高，这是由于经常的轻度人为干扰使其萌枝能力得到充分发挥，同时，轻度人为干扰还能创造适宜的光照条件，使萌枝得以顺利地生长发育。而在人为干扰停止30～50年的群落中（等级B），月月青在人为干扰停止后所经历的自然演替过程中其萌枝能力并未得以发挥，而有性繁殖及萌生的幼苗幼树由于内部光照渐弱而生长不良甚至死亡，导致其在群落中的株数较少及相对频度较低，重要值因此亦较小。在经常强烈人为干扰（D等级）的群落中月月青的数量特征表现为两种情况，第一种情况包括67、68、69、72、75等样地所在的群落，这些群落中的月月青重要值较低，这主要是由于经常的强烈人为干扰触及了林地土壤（如火烧坡），使一部分月月青的根系遭到破坏，其萌枝能力受损甚至丧失，导致群落中月月青数量较少，重要值较小；另一种情况则发生在样地18所在的群落，该群落中的经常的强烈人为干扰（樵采）并未伤及月月青的地下部分，反而激发了其潜在的萌生能力，促使萌枝大量产生，同时群落中光照强，对月月青的生长发育极为适合，因此该群落中的月月青数量极多，重要值较大。在近100年中基本无人为干扰（A等级）的受保护的森林群落中，月月青由于其生物生态学特性所限，在群落中总是处于顶极树种的下方，光照条件较差，生长发育受到抑制，同时由于干扰较弱，基本上没有萌枝产生，因而重要值最低。

为了进一步探讨群落内月月青萌枝种群的数量特征,根据萌枝种群内萌枝数量的多少将月月青萌枝种群划分为5类型:Ⅰ)萌枝数量为1株的萌枝种群;Ⅱ)萌枝数量为2~3株的萌枝种群;Ⅲ)萌枝数量为4~6株的萌枝种群;Ⅳ)萌枝数量为7~10株的萌枝种群;Ⅴ)萌枝数量为超过10株的萌枝种群。

表2 各样地中月月青萌枝种群类型的比例(%)

样地号	Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅴ
18	6.67	16.67	28.89	25.56	22.22
36	25.48	35.19	22.67	12.96	3.70
50	16.07	42.86	28.57	5.36	7.15
67	9.52	19.05	27.36	20.19	23.81
68	15.43	21.43	28.57	20.29	14.29
69	9.38	21.36	28.13	25.51	15.63
70	31.25	36.50	19.75	12.99	0
72	6.67	16.67	33.33	23.33	20.00
73	69.57	26.09	4.35	0	0
74	41.32	29.27	17.65	11.76	0
75	8.33	12.50	33.33	20.83	25.00
79	25.93	30.67	24.07	13.78	5.56

根据各类型的萌枝种群在样地中所占的百分比(表2)可作出群落内月月青萌枝种群数量特征图(图1),由图1可看出,在相同等级干扰的作用下,月月青萌枝种群具有相似的数量特征,而在不同等级的干扰作用下则有明显差异:在干扰等级为A的森林群落中,月月青的萌枝种群基本上以类型Ⅰ为主,其比例约占群落中萌枝种群数量的75%左右,另有一小部分类型Ⅱ和类型Ⅲ的萌枝种群,萌枝种群中萌枝的数量最多不超过6株,说明在这种受保护的森林群落类型中月月青的萌枝能力较弱。在干扰等级为B的森林群落中,类型Ⅰ所占的比例降至40%左右,而类型Ⅱ的比例则升至35%左右,类型Ⅲ和类型Ⅳ分别只占15%左右和10%左右,萌枝种群中的萌枝数量多在3株以下,最多不超过10株,说明该类型群落中的月月青虽具有一定的萌枝能力,但能产生的萌枝数量并不多。在干扰等级为C的森林群落中,则是以类型Ⅱ的萌枝种群所占的比例较高,约占40%左右,其次为类型Ⅲ和类型Ⅰ,约各占25%左右,萌枝种群中的萌枝数量多为16株,并且出现了萌枝数量超过10株的萌枝种群,说明萌枝现象在该类型的群落中较为普遍。在干扰等级为D的森林群落中,则主要是以萌枝数量较多的类型Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ所占的比例较高,分别占30%,25%,20%左右,而类型Ⅰ的萌枝种群所占的比例则多在10%以下。

2.2 月月青种群的年龄结构及动态

根据研究区内月月青的个体最大年龄较低的特定情况,共划分成9个年龄组,它们是1

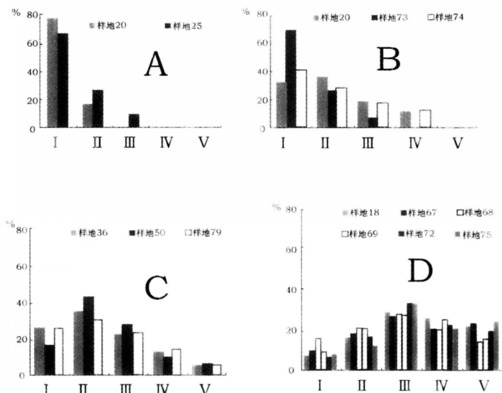


图 1　月月青萌枝种群数量特征图

(图中大写英文字母表示干扰等级,罗马数字表示萌枝种群的类型)

年,2～5 年,6～9 年,10～13 年,14～17 年,18～21 年,22～25 年,26～29 年,≥30 年。14 个样地中月月青种群以基株和萌枝为单位的年龄结构见图 2。可以看出黔中地区月月青种群的年龄结构有如下特点:在仅有自然干扰而基本不受人为干扰(A 等级)的群落中,月月青基本上呈单株生长,因而其基株与萌枝的年龄结构相似,均表现为年龄组不连续,且低年龄组的月月青百分率较高,高年龄组的月月青百分率较低,表明它们在群落中处于次要的层次,种群发展受自然环境中光照因素的限制。而在近几十年受人为干扰发生不同程度退化的群落中,月月青种群年龄结构变化与受人为干扰等级有关。在受过一定的人为干扰,停止干扰后经历 30～50 年的自然演替(B 等级)的群落中,大龄月月青基株较多而低龄月月青基株几乎没有,说明有性更新严重受阻。同时,由于缺乏人为干扰的刺激,月月青萌枝产生的数量也不多,导致低龄组的月月青萌枝百分率较小,而中、高龄组的月月青萌枝百分率较大,月月青萌枝的年龄结构呈现出种群衰退的特征。在经常受到轻度人为干扰(C 等级)的群落中,月月青基株年龄组较多,但较小龄组的月月青基株较少或缺失。年龄结构呈纺锤形,这是由于轻度的人为干扰对月月青地上部分的影响不大,同时,由于月月青的有性更新受阻,导致林内的幼龄基株缺乏。但由于干扰促使月月青萌枝产生,导致低龄组的萌枝所占百分率较高而高龄组的萌枝所占的百分率较低,月月青萌枝的年龄结构显示种群具有较典型的稳定特征。在受到经常的强烈人为干扰(D 等级)的群落中,月月青基株年龄结构呈纺锤形。据观察,种群中的绝大部分基株也为萌

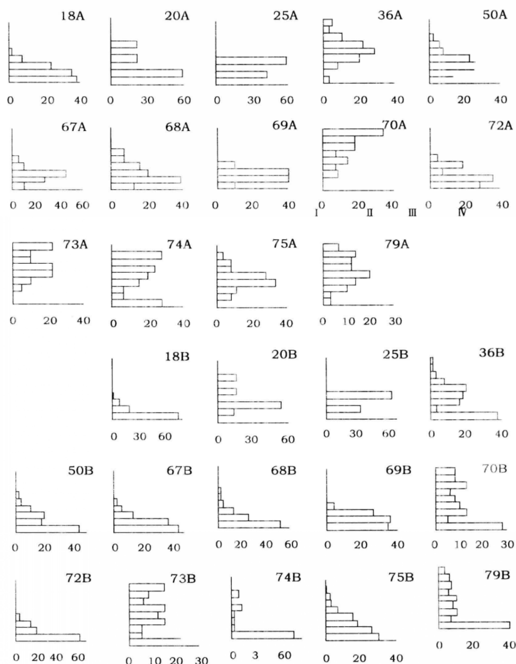


图 2 月月青种群的年龄结构图

注:纵坐标代表年龄组,横坐标代表每一年龄组所占百分比,A 以基株数为单位,B 以分株数为单位。

生植株,实生苗极少。这是由于强烈干扰作用(火烧、砍伐等)常常使样地中的月月青地上部分消失殆尽,但残留于地下的部分无性繁殖体(根蔸)由于土层的保护而免遭破坏,且仍具繁殖能

力，当环境适合时，这些具无性繁殖能力的根蔸会产生新的萌枝，重新占领地上空间。这些萌枝由于在迹地上萌生早，生长快，因而在该立地上具有较大的丰盛度，能抑制其他种类的侵入及生长（赵学农，1991）。但同时也限制了自身种子的萌发及实生幼苗的生长，随着群落演替的进展，因干扰而埋藏在土中的月月青无性繁殖体大都已经萌发出土，使得月月青的新生基株数大为减少，因而基株的年龄结构表现为纺锤形。同时，由于强烈干扰刺激月月青产生了大量的萌枝，月月青萌枝的年龄结构显示种群具较典型的进展特征。

良好的生态学研究工作，应该是在高一级水平上阐明其相互关系和重要意义，而在低一级水平中可以找到机理解释（阳含熙等，1994）。样地中的月月青种群是由月月青基株组合而成，其年龄结构决定于各丛月月青萌枝的数量及其年龄分配。为了进一步从月月青 meta 种群的角度来研究和分析月月青的种群生态，本研究按系统抽样的方法选取各样地中的第一个小样方的全部基株来进行分类。具体的分类方法是以月月青萌枝种群为实体，萌枝数量（株/丛）、平均年龄（各月月青萌枝种群中萌枝的年龄均值）、年龄极差（萌枝种群内萌枝的最大年龄与最小年龄之差）、各年龄组的株数百分数（1 年生，2～5，6～9，10～13，14～17，18～21，22～25，26～29，≥30 年共九个年龄组）为属性，用系统聚类和主分量分析对其进行分类，结果一致（图 3、图 4）。综合两种分类结果，可把 46 个月月青萌枝种群归并为 6 个年龄结构类型。其中类型Ⅰ含 16 丛，类型Ⅱ含 10 丛，类型Ⅲ含 3 丛，类型Ⅳ含 4 丛，类型Ⅴ含 8 丛，类型Ⅵ含 5 丛。六个类型的种群特征见表 3，各类型典型萌枝种群的特征见表 4、图 5。

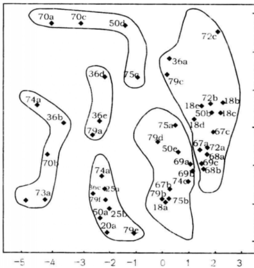


图 3　月月青萌枝种群主分量排序

（注：图中数字为样地号，小写英文字母为萌枝种群在各样地中的序号）

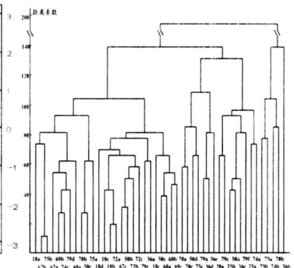


图 4　月月青萌枝种群聚类分析图

（数字为样地号，小写英文字母为样地中萌枝种群序号）

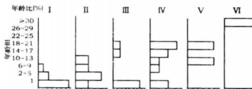


图 5　各类型典型萌枝种群的年龄结构（Ⅰ、Ⅱ……为类型号）

各类型萌枝种群在各样地中所占的比例见表5。六种结构类型主要差异是:类型Ⅰ主要由前三个龄组的萌枝构成,其中1年生萌枝所占比例最大,随后依次递减。类型Ⅱ中的萌枝主要分布在2~5,6~9,10~13三个年龄组,其他年龄组中的萌枝数量较少。类型Ⅲ平均年龄较小,而年龄极差又较大,这是因为该类型主要是由1年生萌枝和较大年龄的萌枝所构成。类型Ⅳ中的萌枝数量较多,且散布在各个不同的年龄组。类型Ⅴ密度较小,且主要是由中龄萌枝所构成。类型Ⅵ中的平均年龄较大,为26.75年,而其年龄极差又较小,说明其主要是由大龄月月青萌枝所构成。

表3　不同年龄结构类型萌枝种群的特征

类型	含萌枝种群数	密度(株/丛)				年龄				年龄极差			
		平均	max	min	CV%	平均	max	min	CV%	平均	max	min	CV%
Ⅰ	16	6.13	17	2	57.97	2.07	7.12	1.00	69.5	5.50	13	0	88.49
Ⅱ	10	4.24	9	1	42.03	6.83	12.25	3.20	32.78	7.97	15	0	50.84
Ⅲ	3	6.25	9	5	25.32	15.97	22.70	10.60	31.19	21.75	26	20	13.21
Ⅳ	4	4.33	8	2	74.18	7.32	8.43	7.13	7.87	14.33	16	14	7.03
Ⅴ	8	1.28	2	1	34.64	13.33	17.00	10.00	27.74	3.67	7	0	95.78
Ⅵ	5	2.00	4	1	70.71	26.75	34.00	21.47	20.33	8.20	17	0	139.40

表4　不同年龄结构类型典型萌枝种群年龄结构

类型	代表萌枝种群号	株数	平均年龄	年龄极差	各年龄株数比例								
					1	2~5	6~9	10~13	14~17	18~21	22~25	26~29	30以上
Ⅰ	18c	9	1.95	5	66.7	22.2	11.1	0	0	0	0	0	0
Ⅱ	50e	4	9	7	20.0	40.0	20.0	20.0	0	0	0	0	0
Ⅲ	36d	8	8	20	66.7	0	0	0	16.7	16.7	0	0	0
Ⅳ	70c	9	12	19	22.2	0	11.1	11.1	22.2	33.3	0	0	0
Ⅴ	79f	2	15	6	0	0	0	50	0	50	0	0	0
Ⅵ	73b	1	34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100.0

由表4、表5和图2、图5可知,月月青萌枝种群年龄结构的变化与干扰密切相关,并由此而导致群落中月月青基株和萌枝年龄结构的变化。在经常的强烈人为干扰(样地18,67,68,69,72,75)的群落中,月月青萌枝种群的年龄结构主要是以类型Ⅰ为主,另外还有一部分类型Ⅱ和极少量类型Ⅲ、Ⅳ,Ⅴ,因而此时样地中月月青萌枝的年龄结构主要表现为类型Ⅰ的特点,即月月青的萌枝数较多,主要由前三个年龄组的萌枝构成,以一年生萌枝所占比例最大,随后依次递减。在经常受轻度人为干扰(样地36,50,79)的群落中,类型Ⅰ的比例明显下降,类型Ⅱ,Ⅲ,Ⅳ,Ⅴ的比例明显上升,并出现了类型Ⅵ的萌枝种群,样地中的月月青萌枝年龄结构就是这几种类型的综合反映,即表现为准金字塔型结构。在近30~50年无人为干扰(样地70,

73,74)的群落中,则主要是以类型Ⅳ,Ⅴ,Ⅵ为主,样地中的月月青萌枝结构呈现出了年龄大、数量少的特征。而在一直受到保护(样地 20,25)的森林群落中,月月青萌枝种群的年龄结构则以类型Ⅴ为主,即月月青基本上是单株生长,样地中的月月青萌枝表现为年龄偏小,数量偏少的特征。

表 5 各类型萌枝种群在样地中所占比例(%)

样地号	类型Ⅰ	类型Ⅱ	类型Ⅲ	类型Ⅳ	类型Ⅴ	类型Ⅵ
18	84.21	7.32	0	5.16	3.31	0
20	0	0	0	0	100	0
25	0	0	0	0	100	0
36	20.00	14.55	5.45	10.91	43.66	5.45
50	41.18	31.37	1.96	5.88	19.61	0
67	80.00	15.00	0	0	5.00	0
68	64.71	23.53	0	5.88	5.88	0
69	66.67	26.67	0	0	6.67	0
70	5.68	0	23.53	23.53	29.41	17.65
72	64.52	32.26	0	3.23	0	0
73	0	0	0	35.29	41.18	23.53
74	25.00	8.33	0	16.67	33.33	16.67
75	39.63	29.63	4.81	14.81	11.11	0
79	12.00	6.00	10.00	36.00	32.00	6.00

2.3 月月青种群的空间分布格局及动态

2.3.1 空间分布格局

种群空间分布格局是种群的重要特征和种群生态学研究的重要内容。生态学的空间是客观存在的具有一定生态条件的实体,是环境因子、众多的物质相互作用、相互联系的多维结构。物种由于遗传特性和所处生境特征不同,在空间里占有不同的位置,并随时间而变化。种群数量是不断变化的,它必定导致种群在空间上的扩张或收缩,也导致空间内个体分布特征的变化(朱守谦等,1999)。测定种群分布格局及集聚程度的数学模型较多(徐汝梅,1987;周纪伦,1992)。本研究采用方差均值比法测定格局类型,采用 Davidt 和 Moore(1954)丛生指标(I)、Water(1959)负二项式参数(K)以及 Lloyd(1967)平均拥挤度指标(m *)和聚集度指标(m * /m)测定集聚程度,其结果如表 6,其中 A 为以基株为统计单位,B 为以萌枝为统计单位。

由表 6 可知,在经常的强烈人为干扰(样地 18,67,68,69,72,75)的群落中,基株呈集群分布与随机分布的相差不多,这主要是由于群落中的月月青种群的分布基本上是由萌发的无性

繁殖体(即干扰以前的月月青个体)分布格局决定。在经常受轻度人为干扰(样地36,50,79)的群落中,月月青基株分布也是集群与随机分布皆有,这基本上是早期阶段的延续。在近30~50年无人为干扰(样地70,73,74)和一直受到保护(样地20,25)的森林群落中,月月青基株的分布格局多趋于随机型,这是种内和种间竞争引起种群密度下降的结果,是种群生存竞争的一种策略。因为随机分布的个体对环境资源的利用是离散的,从而有可能获得足够的物质和能量来满足生长的需要。各样地中月月青萌枝(B种情况)的分布除个别样地外全为集群分布,说明样地中各丛月月青产生的萌枝的数目相差较大,从负二项式参数 K 的大小可看出样地中萌枝的集群程度随干扰强度的增大而增加。

表6 月月青种群的空间分布格局 $t_{0.05} = 2.262$

样地(种群)号	分布格局测定			聚集程度测定			
	V/m	T	格局类型	平均拥挤度 m*	聚集度指标 m*/m	丛生指标 I	负二项分布参数 K
18A	5.527	9.602	集群	13.174	1.432	4.527	2.032
18B	64.530	134.769	集群	140.577	1.684	63.530	1.314
20A	0.605	-0.838	随机	0.444	0.494	-0.395	-2.278
20B	0.899	-0.214	随机	0.909	0.826	-0.101	-10.890
25A	1.556	1.179	随机	2.400	1.200	0.556	3.600
25B	2.067	2.411	集群	3.360	1.344	1.667	2.344
36A	0.898	-0.215	随机	1.097	0.966	-0.102	-56.233
36B	3.152	4.566	集群	21.237	1.095	2.152	9.013
50A	1.913	1.936	随机	6.321	1.129	0.913	6.136
50B	7.198	13.148	集群	28.478	1.238	6.198	3.711
67A	1.635	1.347	随机	2.571	1.224	0.635	3.308
67B	9.405	17.829	集群	23.064	1.478	8.405	1.856
68A	1.852	1.803	随机	1.846	1.420	0.852	1.526
68B	11.402	22.067	集群	17.463	2.130	10.402	0.788
69A	2.625	3.447	集群	4.563	1.462	1.625	1.969
69B	10.106	19.316	集群	20.295	1.664	9.106	1.34
70A	0.444	-1.178	随机	1.000	0.625	-0.556	-2.878
70B	3.963	6.285	集群	8.567	1.428	2.963	2.025
72A	3.043	4.333	集群	4.839	1.561	2.043	1.517
72B	16.612	33.119	集群	35.151	1.658	15.612	1.358
73A	1.596	1.264	随机	2.636	1.198	0.596	3.692
73B	4.148	6.678	集群	6.333	1.759	3.148	1.144
74A	1.704	1.493	随机	2.257	1.296	0.704	2.558
74B	8.514	15.939	集群	11.962	2.333	7.514	0.705
75A	2.611	3.418	集群	3.750	1.563	1.611	1.490
75B	28.462	58.256	集群	42.416	2.383	27.462	0.648
79A	1.626	1.330	随机	5.964	1.084	0.626	8.782
79B	13.011	25.503	集群	39.011	1.378	12.011	2.356

2.3.2 空间分布格局动态

以种群中不同年龄组个体的分布格局来说明格局动态,从严格的意义上说,这与种群格局动态不完全相同。一个是种群内不同年龄组个体的分布格局,一个是种群随年龄变化分布格局的变化。各年龄组个体的更迭在数量上不等(全部或部分进入下一年龄组),在空间分布上也会有差异。但是,种群随时间的变化毕竟是各年龄组个体的格局及其变化的综合,况且这种研究还提供了不少有益的信息(朱守谦,1999)。

由于月月青生命周期较长,很难用追踪种群的整个发育过程的方法来找出其分布格局的动态变化。因此本文采用空间差异代替时间变化的方法,以一次性调查结果来分析种群分布格局的动态。具体做法是根据月月青的生物生态学特性和野外样方资料,把月月青种群划分成五个年龄组:a.幼苗 1 年生苗;b.幼树,2~5 年;c.小树, 6~13 年;d.中树,14~25 年;e.大树,大于 25 年。然后用方差均值比率法判定月月青基株和萌枝各年龄阶段的分布格局,负二项式参数(K)测定集聚程度,结果见表 7。从表 7 中显示的结果可以看出,月月青基株的格局动态除 18A,36A,72A 为由集群分布变为随机分布而外,其余样地中的月月青基株均为随机→随机分布,造成这种分布格局是基于月月青的生物生态特性,人为干扰、立地生境和种内种间竞争的结果。月月青萌枝的格局动态有三种类型,即由集群→随机,集群→集群,集群→随机→集群→随机,其变化的共同趋势是幼苗的集聚程度最高,随年龄增长集聚程度降低,尽管有一定的起伏波动。这反映了各年龄组的萌枝不是全部进入下一年龄组,而是有所减少,人为干扰、自疏或其他原因造成死亡,使数量发生变化的同时,格局也发生了变化。67B,68B,74B,75B 随年龄的增长由集群分布变为随机分布,18B,69B,72B 的各龄组均为集群分布,但集聚程度随年龄增长而降低,这两种类型反映了月月青萌枝由集群分布趋向随机分布的格局动态。36B,50B,70B,73B,75B 中的幼年萌枝呈随机分布,之后年龄组又是集群分布,这主要是由于萌枝年龄组缺损所引起的。

表 7 月月青种群不同年龄组的分布格局 $t_{0.05} = 2.262$

样地	年龄	V/m	T	格局类型	K	样地	大小级	V/m	T	格局类型	K
18*A*	*a*	3.556	5.421	集群	1.174		*c*	1.000	0.000	随机	—
	b	1.988	2.095	随机	3.645		*d*	0.815	-0.393	随机	-3.240
	c	2.422	3.170	集群	1.758		*e*	0.358	-1.362	随机	-1.402
18*B*	*a*	45.331	94.040	集群	1.409	70*B*	*a*	8.000	14.849	集群	0.286
	b	14.452	28.537	集群	1.137		*b*	1.444	0.943	随机	1.125
	c	10.286	19.698	集群	0.603		*c*	0.861	-0.295	随机	-11.520
20*A*	*c*	0.605	-0.838	随机	-2.278		*d*	2.667	3.536	集群	1.200
20*B*	*c*	0.899	-0.214	随机	-10.891		*e*	1.815	1.729	随机	1.473
25*A*	*c*	1.034	0.034	随机	38.025	72*A*	*a*	2.086	2.305	集群	0.828
	d	0.500	-0.500	随机	-1.600		*b*	2.919	4.071	集群	0.573
25*B*	*c*	1.556	0.556	随机	3.600		*c*	0.852	-0.314	随机	-6.075
	d	2.402	1.401	随机	0.927	72*B*	*a*	15.269	30.270	集群	1.023
36*A*	*a*	6.003	10.607	集群	0.120		*b*	4.915	8.305	集群	0.868
	b	—	—	—	—		*c*	3.481	5.264	集群	1.208

续表

样地	年龄	V/m	T	格局类型	K	样地	大小级	V/m	T	格局类型	K
	c	2.572	3.336	集群	0.827	73A	a	2.000	2.121	随机	0.200
	d	0.905	-0.202	随机	-36.750		b	1.000	0.000	随机	—
	e	0.778	-0.471	随机	-1.350		c	0.889	-0.236	随机	-1.800
36B	a	8.421	15.740	集群	0.929		d	1.707	1.499	随机	1.556
	b	1.185	0.393	随机	3.241		e	0.444	-1.178	随机	-1.080
	c	4.437	7.191	集群	1.804	73B	a	3.190	4.647	集群	0.320
	d	1.637	1.352	随机	8.316		b	0.889	-0.236	随机	-1.800
	e	1.222	0.471	随机	1.800		c	2.556	3.299	集群	0.450
50A	a	1.444	0.943	随机	1.125		d	2.111	2.357	集群	0.990
	b	1.111	0.236	随机	9.000		e	1.056	0.118	随机	14.400
	c	1.027	0.059	随机	115.200	74A	a	1.556	1.179	随机	1.080
	d	1.333	0.707	随机	2.400		b	1.000	0.000	随机	—
50B	a	74.299	155.493	集群	0.338		c	0.667	-0.707	随机	-1.200
	b	4.696	7.840	集群	1.245		d	0.651	-0.741	随机	-2.005
	c	2.064	2.256	随机	6.582		e	1.000	0.000	随机	—
	d	2.250	2.652	集群	1.067	74B	a	7.790	14.404	集群	0.530
67A	a	0.889	-0.236	随机	-1.800		b	0.889	-0.236	随机	-1.800
	b	1.185	0.393	随机	3.240		c	0.667	-0.707	随机	-1.200
	c	1.259	0.550	随机	4.629		d	0.778	-0.471	随机	-3.600
	d	1.000	0.000	随机	—		e	1.000	0.000	随机	—
67B	a	7.307	13.380	集群	1.157	75A	a	—	—	—	—
	b	4.705	7.859	集群	1.565		b	0.889	-0.236	随机	-1.800
	c	1.870	1.846	随机	2.757		c	2.313	2.786	集群	0.838
	d	1.000	0.000	随机	—		d	1.556	1.179	随机	1.800
68A	a	0.889	-0.236	随机	-1.800		e	1.000	0.000	随机	—
	b	1.000	0.000	随机	—	75B	a	10.452	20.051	集群	0.614
	c	1.556	1.179	随机	1.080		b	14.713	29.089	集群	0.350
	d	1.000	0.000	随机	—		c	8.917	16.794	集群	0.757
68B	a	7.123	12.990	集群	0.375		d	3.797	5.934	集群	0.608
	b	2.807	3.832	集群	0.812		e	1.000	0.000	随机	—
	c	2.555	3.300	集群	0.521	79A	a	2.000	2.122	随机	0.200
	d	2.000	2.121	随机	0.178		b	1.000	0.000	随机	—
69A	a	0.889	-0.2357	随机	-1.800		c	1.619	1.313	随机	2.262
	b	1.967	2.052	随机	1.757		d	0.992	-0.017	随机	-328.050
	c	1.222	0.471	随机	6.750		e	1.303	0.643	随机	3.630
69B	a	2.202	2.549	集群	1.830	79B	a	15.281	30.302	集群	1.393
	b	4.539	7.509	集群	1.978		b	1.111	0.236	随机	9.000
	c	5.185	8.878	集群	0.717		c	2.148	2.436	集群	2.090
70A	a	—	—	—	—		d	1.418	0.886	随机	7.904
	b	—	—	—	—		e	1.370	0.786	随机	4.050

综合A,B两种情况中不同年龄组的格局动态可知,从迹地上恢复起来的月月青个体多呈随机分布,随着种群的发育其分布格局变化不大,而由它们产生的萌枝则多为集群分布,并随着年龄的增长集聚程度降低。

3 结　论

3.1　月月青在群落中的数量特征因人为干扰程度的不同而有较大差异。在中等强度的人为干扰下,月月青具有较强的萌枝更新能力,萌枝种群中萌枝株数较多,其在群落中的重要值较高;在缺乏干扰的森林群落中,月月青的萌枝能力较弱,萌枝种群中萌枝株数极少,其在群落中的重要值较低;在受到强烈的人为干扰的森林群落中,月月青虽具较强的萌枝能力,但强烈的干扰使月月青基株数量较少及地上部分的不断损耗,使其在群落中的重要值较低。

3.2　在近100年中基本不受人为干扰而仅有自然干扰的群落中,月月青基本上呈单株生长,其基株与萌枝的年龄结构均表现为年龄组不连续,且低年龄组的月月青所占百分率较高,高年龄组的月月青所占百分率较低的特征,种群发展受自然环境中光照因素的限制。在受过一定的人为干扰,停止干扰后经历30~50年的自然演替的群落中,月月青有性更新严重受阻,无性更新产生的萌枝数量也不多,低龄组的月月青萌枝所占百分率较小,而中、高龄组的月月青萌枝所占百分率较大;在经常受到轻度人为干扰的群落中,月月青基株年龄结构呈纺锤形,而萌枝的年龄结构则具较典型的稳定特征。在受到经常的强烈人为干扰的群落中,月月青基株年龄结构呈纺锤形,萌枝的年龄结构呈现较典型的进展特征。月月青萌枝种群的年龄结构可分为6种主要类型,各类型年龄结构的形成与干扰有关。萌枝种群的年龄结构变化决定了群落中月月青种群年龄结构的变化,进而影响到整个群落的结构和动态。

3.3　在人为干扰较强的森林群落中,月月青基株的分布基本上是由萌发的无性繁殖体即干扰以前的月月青个体分布格局决定;在人为干扰较弱的森林群落中,月月青基株的分布格局由于强烈的种内和种间竞争而多趋于随机型。由于各群落中的各丛月月青产生的萌枝数目相差较大,其萌枝的分布基本上呈集群分布。月月青基株的分布格局动态多为随机→随机型。萌枝的格局动态有三种类型,即集群→随机,集群→集群,集群→随机→集群→随机,其变化的共同趋势是幼苗的集聚程度最高,随年龄增长集聚程度降低,尽管有一定的起伏波动。

STUDIES ON THE POPULATION ECOLOGY OF *ITEA ILICIFOLIA*

—THE QUANTITATIVE CHARACTERISTICS, THE AGE STRUCTURE AND THE DISTRIBUTION PATTERN OF POPULATION

Zhao Yunlong　　Zhu Shouqian

(Forestry Department of Guizhou Province)(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

The paper studies the quantitative characteristics, the age structure and the distribution pattern of *Itea ilicifolia* population at two levels (community and individual levels), the results showed that: the disturbance of medium level by human being might enhance the development of *Itea ilicifolia* population, while both the lack of disturbance and the strong frequent human disturbance would limit the development of *Itea ilicifolia* population. The age structure and distribution patterns of *Itea ilicifolia* population could be divided into the different types based on the disturbance degrees. The vicissitude of metapopulation at lower levels causes the vicissitude of *Itea ilicifolia* population and gives expression to higher levels genet population, so as to influence the structure and dynamics of community.

Key words: *Itea ilicifolia*, Sprouting population, Genet population, Quantitative characteristics, Age structure , Distribution pattern, Karst

喀斯特石质山地月月青无性生殖生态研究*

——根系形态、生物量分配特征

祝小科　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：研究了喀斯特石质山地月月青无性系种群的根系形态和生物量分配特征。结果表明：月月青无性系种群的根系极发达且不对称，根冠比大，根系穿透能力强。地下与地上部分生物量比值接近1:1，根系生物量中主根生物量所占比值最高，其次为根蔸，侧根最小，此生物量分配特点是月月青长期适应喀斯特石质山地严酷生境的结果，对维持其无性生殖、种群的稳定和发展起到重要作用。

关键词：月月青　无性系种群　根系　生物量分配

1 引　　言

月月青（*Itea ilicifolia*）是广泛分布于喀斯特石质山地的主要常绿小乔木树种，常以无性生殖更新，增加种群的数量，是典型的无性系植物。关于种群无性生殖生态研究，国外自20世纪60年代以来，相继对无性系大小、年龄、构件组成以及无性系生长及其整合作用（Price. E. A. C. et al，1992；Slade. A. J. et al，1987）等开展了研究；国内自20世纪80年代以后对个别无性系植物种群动态、结构、生长格局、营养繁殖（王昱生，1992，1993；杨允菲，1995，1997；祝宁，1993）等做过研究。但以往研究多以草本植物为对象，对于木本植物研究较少。本文对月月青无性系种群根系形态特征、生物量分配进行研究，为了解月月青无性生殖更新及喀斯特石质山地封山育林奠定理论基础。

* 本文曾发表于《山地农业生物学报》，2000，19（1）。

2 材料与方法

本研究在贵州省修文县长冲村境内进行，地理位置26°48′N，106°32′E。该区自然概况见月月青种群生态学研究——萌株种群的形成和扩展一文。视一个月月青植丛为一个无性系种群，选择5个具代表性的月月青无性系种群，测定其母株及无性系小株年龄、数量、生长情况，采用全面挖掘法沿根系走向将根系全部挖出，用清水洗净，同时计测主、侧根数量、长度、粗度，分别地上部分干、枝叶和地下部分根蔸、主根、侧根测定鲜重，取样品在85℃恒温烘至恒重，计算含水量并换算成干重。

3 结果与分析

3.1 根系形态特征

调查结果表明：月月青无性系种群的根系可分为根蔸、主根、侧根(第一、第二、第三级侧根)几部分。当种子萌发形成无性系母株后，随母株生长，其茎与根过渡区的根颈部分常弯曲并埋于土中，逐渐形成根蔸，其上产生不定芽，萌发后形成无性系小株。从表1可以看出：月月青根系甚发达，母株年龄为4～10年的5个无性系种群主根均较长，为0.98～4.90m，粗2.6～6.4cm，最长者近2倍于树高；根蔸直径为17.50～30.75cm，随母株年龄增大而增加；一级侧根数量较多，平均为37条，最多达81条；二级侧根平均为123条，最多达258条。根系分布深度受土层厚度限制，一般多分布于1m土层范围内。由于喀斯特石质山地土被不连续、土层浅薄、生境异质性高等特点，致使月月青根系生长发育极不对称。当其主根纵向生长遇母岩后即改变生长方向沿横向生长，侧根向四周有土方向扩展长度也不一致，一般向坡下方生长的侧根长度较坡上方大，形成宽大的根幅，根冠比大。例如5个月月青无性系种群的平均根幅为3.2m，是其平均冠幅1.72m的1.86倍，其中4号无性系的根幅最大，为4.85m，是其冠幅(2.03m)的2.4倍。此外，月月青无性系种群的根系具极强的穿透能力，有的主根或一级侧根能穿入母质层或透过岩石缝隙至下层。月月青无性系种群所具有的这些独特根系形态及生长发育特点是长期适应喀斯特石质山地生境和自然选择的结果，发达根系和极强生命力使其得以充分利用喀斯特石质山地生境中有限的土壤营养空间，更加充分地吸收和利用土壤中的水分和养分，这是保证该树种能在喀斯特石质山地严酷生境中生存、生长并进行无性生殖的先决条件。同时亦表明其具有较强的固土能力，在封山育林中应对其加以保护。

表 1　月月青无性系种群的根系形态及生长特征

编号	小株数	母株			植丛冠幅 (m)	根系分布深度 (m)	根蔸直径 (cm)	主根		一级侧根			二级侧根条数	根幅 (m)	根冠比
		年龄 (a)	地径 (cm)	高度 (m)				粗度 (cm)	长度 (m)	条数	粗度 (cm)	长度 (m)			
1	18	4	1.6	1.18	0.89	0.45	17.50	2.6	0.98	10	0.1～1.4	0.10～0.84	21	0.58	0.61
2	15	7	3.0	2.70	1.75	1.00	22.50	4.5	4.90	30	0.7～2.5	0.46～1.30	59	3.35	1.91
3	12	7	3.7	2.45	1.35	0.80	17.63	5.0	3.50	81	0.4～2.1	0.41～2.30	258	2.94	2.18
4	14	7	4.0	2.35	2.03	0.90	24.50	3.9	4.60	61	0.5～1.9	0.46～2.60	168	4.85	2.39
5	16	10	5.6	2.60	2.60	0.45	30.75	6.4	4.00	4	3.6～4.9	2.60～4.00	107	4.30	1.65

3.2　生物量分配

从月月青无性系种群地上、地下部分生物量调查结果(表 2)可以看出，无性系种群地上部分占总生物量的比例为 48.87%～53.76%，地下部分为 46.24%～51.13%，地上与地下部分生物量之比近 1∶1。与其他以有性生殖更新的树种相比较，月月青无性系种群地下部分生物量占总生物量的比例明显高于其他树种。例如，相同生境中，圆果化香、云贵鹅耳枥地下部分占总重量的比例仅为 20.32%和 19.89%。

表 2　月月青无性系生物量分配

无性系号	总生物量 (kg)	地上部分 (kg)						地上部分占总生物量%	地下部分 (kg)								地下部分占总生物量(%)	地下与地上生物量比值
		小计	(%)	干	(%)	枝叶	(%)		小计	(%)	根蔸	(%)	主根	(%)	侧根	(%)		
1	0.215	0.107	100	0.064	59.81	0.043	40.19	49.77	0.108	100	0.027	25.00	0.047	43.52	0.034	31.48	20.23	1∶0.99
2	4.431	2.313	100	1.397	61.41	0.916	39.61	52.20	2.118	100	0.903	42.63	0.783	36.97	0.432	20.40	47.80	1∶1.09
3	4.686	2.519	100	1.672	66.38	0.847	33.62	53.76	2.167	100	0.594	27.41	1.009	46.56	0.564	26.03	46.24	1∶1.16
4	7.006	3.475	100	1.705	49.06	1.770	50.94	49.60	3.631	100	1.077	30.50	1.440	40.78	1.014	28.72	50.40	1∶0.98
5	9.159	4.427	100	2.356	53.22	2.071	46.78	48.87	4.632	100	1.082	23.36	1.994	41.97	1.606	34.67	51.13	1∶0.96

月月青无性系种群地下部分生物量中，主根占根系生物量比值最高，为 36.97%～46.56%，其次是根蔸为 23.36%～42.63%，侧根最小为 20.40%～34.67%。根系各部分生物量随无性系母株的年龄增大而增加。根蔸是产生无性系小株场所，其生物量占根系生物量的比值较高，为其上不定芽的产生及萌发形成无性系小株提供了良好的能量与物质基础。这种生物量分配特点对维持月月青的无性生殖、种群的稳定和发展起到重要作用。

4 结　　论

4.1　月月青无性系种群的主、侧根发达，生长发育不对称，根冠比大，穿透能力强，能充分

利用有限的土壤营养空间。这与喀斯特石质山地生境的严酷性有关,是保证其能在这种生境中生存并进行无性生殖的先决条件。

4.2 月月青地上与地下部分生物量比值接近1:1,根蔸生物量占根系重量的23.36%~42.63%,为其上无性系小株的产生提供了较好的能量与物质基础。

4.3 月月青对喀斯特石质山地的适应性极强,同时,具有较强的无性生殖及固土保土能力,是在喀斯特石质山地进行封山育林时应加以保护利用的树种之一。

STUDY ON ASEXUAL REPRODUCTION ECOLOGY OF *ITEA ILICIFOLIA* IN KARST STONE MOUNTAIN

—ROOT MORPHOLOGY AND BIOMASS ALLOCATION

Zhu Xiaoke　　Zhu Shouqian

(Forestry Dept. of Guizhou University)

Abstract

The root morphology and biomass allocation characters of *Itea ilicifolia* in Karst Stone Mountain were studied. The results showed that, root of *Itea ilicifolia* was well-developed and not symmetry ,the ratio of root to crown was large ,the root had great ability to penetrate soil and parent material layer. The ratio of aboveground to underground of biomass was close to 1:1. In the biomass proportion of root was the biggest at the main root , then at the root collar and lateral root. The allocation characters of roots was the result of *Itea ilicifolia* to adapt to severe habitat in Karst stony hills; this character could played an important role on remaining asexual reproduction and stabilizing the population.

Key words: *Itea ilicifolia*, Clonal population, Root, Biomass allocation

木兰科树种光合特性初步研究*

何纪星　张　萍　朱守谦　　　　赵执夫

（贵州大学林学系）　　　　（贵州省龙里林场）

摘要：用 QGD－7 型红外 CO_2 分析仪在野外测定了木兰科 10 个树种的净光合速率、暗呼吸速率、树冠不同部位叶片及同一枝条上不同位序叶片的净光合速率、叶片叶绿素含量、气孔开度，用模型法估算了各树种的光补偿点和光饱和点。综合比较各树种光合特性的异同，并划分了类型。为这些珍贵树种的易地保护、扩大栽培提供了树种光合特性方面的基础材料。

关键词：木兰科　珍稀树种　光合特性

1 前　　言

木兰科植物是古老的第三纪孑遗植物，我国有 11 属约 90 种，是中、南亚热带常绿阔叶林的重要组成树种，很多种在亚热带喀斯特森林中也有分布。据记载，其中有 8 属 35 种是中国濒危稀有植物（中国生物多样性国情研究报告编写组，1997）。生物多样性的保护已成为当前全世界关注的热点，也是当代生态学研究的热点和前沿。就地保护和易地保护、扩大栽培范围是实施生物多样性保护的两个互相补充的途径，它们都要以对树种的生物学生态学特性的深入了解为基础。本研究旨在通过一些木兰科树种光合、蒸腾等生理特性的研究，为生物多样性保护的实施提供技术支撑。本文是有关光合特性的研究报道。

* 本文曾在中国林学会森林生态分会 1998 年森林生态环境·山区综合开发·天然林保护学术讨论会上交流，并编入大会论文集。

外业工作得到龙里林场大力支持，胡顺琴参加了野外调查，在此一并致谢。

2 研究地点和方法

本研究在地处贵州省龙里县的贵州高原濒危植物繁育中心进行。该中心已引入各类珍稀濒危树种81种,其中木兰科树种有7属34种。研究对象是栽培在相同立地条件(海拔1150m,坡向E,坡度5°,砂岩发育的厚层轻壤质山地黄壤)的木兰科树种,有凹叶厚朴(*Magnolia officinalis* subsp. *biloba*)、西康玉兰(*M. wilsonii*)、天女花(*M. sieboldii*)、望春玉兰(*M. biondii*)、天目木兰(*M. amoena*)、红花木莲(*Manglietia insignis*)、观光木(*Tsoongiodendron odorum*)、长蕊木兰(*Alcimandra cathcardii*)、乐东拟单性木兰(*Parakmeria lotungensis*)、鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)10种。多数为1991年定植,少数为1990年和1993年定植。平均树高2~3m,胸径1.3~2.7cm。为使测定结果具有可比性,严格选择树冠中部生长正常的叶片作测定对象。QGD-7型红外CO_2分析仪封闭型叶室开放式气流系统不离体测定净光合速率(Pn)和暗呼吸速率(R),ST-85型自动量程照度计测定光照强度,印迹法取样、显微测微尺测定叶片气孔开度,80%丙酮浸提液测叶绿素含量。野外测定在1996年春季4月上旬至5月上旬进行。

3 研究结果

3.1 净光合速率和暗呼吸速率

1996年春季测定结果汇总见表1。

表1 木兰科树种光合、呼吸作用参数

树种	$\overline{P_g}$	呼吸速率 白昼	呼吸速率 夜晚	$\overline{P_n}$	P_{nmax}	一天光合时间 (h)	日净同化量 ($mgCO_2 \cdot dm^{-2}$)	光补偿点 lx	光饱和点 lx	K* lx
天目木兰	15.9446	4.5999	3.2440	11.3447	20.5048	12.2	138.405	2900	62000	20300
天女花	14.4297	4.5743	2.1141	9.8554	16.0914	13.5	132.752	2500	46000	14900
西康玉兰	15.5769	6.5799	3.0686	8.9970	16.9897	13.7	123.079	400	60000	17800
凹叶厚朴	13.6624	5.3643	3.3276	8.2981	14.0772	11.9	98.747	900	53000	16200
望春玉兰	13.6989	4.3806	1.8143	9.3181	14.0876	13.1	122.070	900	33000	10400
观光木	13.2356	4.5890	2.1798	8.6466	12.9067	14.6	125.981	500	39000	11700
红花木莲	13.1123	5.6387	2.6610	7.4736	14.4694	13.4	100.296	1600	49000	15500
乐东拟单性木兰	14.4297	4.5743	2.1141	7.3693	16.2775	13.5	132.752	2000	61000	19200
长蕊木兰	11.3326	3.1426	1.5260	8.1900	12.1187	13.3	108.518	900	58000	17600

光合、呼吸速率单位为$mgCO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$; * 为米-曼方程的参数,达$\frac{1}{2}P_{nmax}$时的光强。

多次测定的均值表明：这些树种的光合、呼吸特征差异明显。总光合速率的最高值为天目木兰 15.9446mg$CO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$，最低值为长蕊木兰 11.3326mg$CO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$，为前者的 71.07%。落叶的玉兰属树种平均为 14.6625mg$CO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$，其他属的常绿树种平均为 13.0276mg$CO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$，为前者的 88.85%。落叶种类高于常绿种类。

净光合速率的种间差异大于总光合速率。最高值为天目木兰 11.3447mg$CO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$，最低值为红花木莲 7.4736mg$CO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$，为前者的 65.88%。落叶种类平均为 9.5627mg$CO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$，常绿种类为 8.5414mg$CO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$，为前者的 89.32%，亦是落叶种类高于常绿种类。各树种的 P_n 和 P_g 的排序不完全一致，这是因为 CO_2 的同化速率高低和呼吸速率高低变化并不绝对对应。

用统计净光合速率日进程曲线下的面积求算各树种日净同化量表明：最高值仍为天目木兰 138.405mg$CO_2 \cdot dm^{-2}$，最低值为凹叶厚朴 98.747mg$CO_2 \cdot dm^{-2}$，为前者的 71.35%。各树种日净同化量排序与 P_n 排序不完全一致的原因在于它既决定于 P_n 的高低，也决定于 P_n 日进程曲线特征及一天内光合持续时间。凹叶厚朴的 P_n 较低，一天内光合时间又较短，造成其日净同化量最低。落叶种类平均为 123.011mg$CO_2 \cdot dm^{-2}$，常绿种类为 116.887mg$CO_2 \cdot dm^{-2}$，为前者的 95.02%，两者差异不甚明显。

3.2 光－光合曲线

根据野外测定材料，用二次抛物线模型拟合的光－光合曲线，其参数见表 2 。

表 2 木兰科树种光－光合曲线模型参数

树种	样本数	光强范围 lx	模型参数 b_0	b_1	b_2	R	$S_剩$
天目木兰	21	54～89300	－2.0878	7.2753	－0.5857	0.9326	0.6747
天女花	27	51～58000	－1.5485	7.6776	－0.8354	0.8938	0.6727
西康玉兰	12	14～98500	－0.2041	5.7486	－0.4805	0.9360	0.7053
凹叶厚朴	23	14～91900	－04852	5.4755	－0.5147	0.9441	0.9441
望春玉兰	12	25～42600	－0.7426	8.9074	－1.3375	0.7988	1.3314
观光木	28	18～67200	－0.3120	6.7972	－0.8738	0.7536	0.7644
红花木莲	22	206～81600	－1.0022	6.3302	－0.6475	0.8328	0.7032
乐东拟单性木兰	24	48～89500	－1.0882	5.6998	－0.4677	0.9178	0.4986
长蕊木兰	21	50～89100	－0.3655	4.3054	－0.3712	0.9082	0.4822

尽管 P_n 都是随光强增大而增加，到一定程度后又复下降，其变化趋势有共性。然而，不同树种的变化过程却有较大分异，可用模型参数有较大差异说明之。从光－光合曲线可以估算各树种的光补偿点及光饱和点(表 1)。材料表明：这些树种间光补偿点的差异远大于光饱和点，说明它们对光的利用特征，特别是对弱光的利用特征差异较大。根据米－曼方程(崔启武等，1991)，参数 K 是当种群增殖率为其饱和增殖率一半时的营养物浓度，表达了物种对某种营养物的亲和特性。K 小则亲和性好，只要较小的营养物浓度就可使种群增殖率达到饱和增殖率的一半。移植到光饱和曲线，K 反映了对弱光的利用特性，K 小表明在较弱光强下即可

达到最大光合速率的一半。K 的计算(表 1)表明在 10 400～20 300lx 之间，以天目木兰最高，表明其相对较喜光，望春玉兰最低，表明其相对较耐荫。常绿落叶树种的 K 无明显变化规律，表明常绿或落叶与耐荫性无必然联系。

3.3 光合日进程

光合速率日进程表明是一个日出后不断上升，至峰值后又趋下降的单峰曲线(图 1)。但各树种的曲线形状、峰值及出现时段、上升或下降的速度等皆有不同程度的差异。由于测定时期为春季的多云、阴天，午后是否有午休现象尚不能定论。也由于多云天气，光照强度的瞬时变化较大，树种的光－光合曲线呈相应的起伏，有类似多峰的特征但变化多端，无明显的时间规律。光－光合曲线表现出单峰曲线基础上的呈现不规则起伏的复合特征。

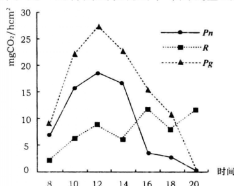


图 1 天目木兰光合日进程

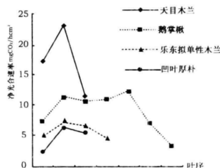


图 2 不同位序叶片的净光合速率

3.4 不同部位叶片的净光合速率

树冠不同部位叶片由于构件内在的异质性和所处外部小生境的差异，净光合速率表现出明显的规律性变化，即相同条件下，净光合速率是树冠上部叶片大于下部叶片，或树冠外围叶片大于树冠内部叶片(表 3)。不同树种间上、下部叶片的差异为 1.47～2.42 倍，以凹叶厚朴的差异最大。

表 3 不同树冠部位叶片的净光合速率*

	天目木兰	天女花	凹叶厚朴	红花木莲	观光木	乐东拟单性木兰
测定次数	7	6	6	7	7	5
树冠上部	9.312±5.077	18.839±5.869	10.216±3.665	7.874±2.457	8.120±5.139	13.148±4.133
树冠下部	6.274±4.923	12.701±2.376	5.068±2.880	4.921±2.759	5.413±3.056	8.157±2.291
比 值	1.47	1.48	2.02	1.60	1.50	1.61

* 表中数字为平均数±标准差，单位为 $mgCO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$。

相应的,同一枝条上不同位序的叶片(从基部到顶端),其净光合速率也不同,表现为枝条中部叶片 P_n 最高,两端较低。多数情况下基部 P_n 叶片高于顶端叶片(表4、图2)。

表4 不同位序叶片的净光合速率

树种 \ 叶序*	1	2	3	4	5	6	7
鹅掌楸	7.380	11.425	10.742	11.013	12.292	7.032	3.279
	14.262	16.167	13.713	18.188	21.541	8.728	5.811
乐东拟单性木兰	5.052	7.314	6.671	4.611			
	1.847	4.921	2.061	2.058			
凹叶厚朴	2.415	6.436	5.535				
	7.308	9.406	4.296				
	9.289	15.251	9.308				
天目木兰	17.239	23.076	11.523				
	11.349	12.091	8.467				

* 叶序为从枝条基部至顶端的叶片位序;净光合速率单位为 $mgCO_2 \cdot h^{-1} \cdot dm^{-2}$。

3.5 叶绿素含量

木兰科树种间叶片叶绿素 a、b、总量的差异明显(表5)。叶绿素总量以鹅掌楸最高 $1.946 mg \cdot g^{-1}$。长蕊木兰最低 $0.628 mg \cdot g^{-1}$,为前者的32.27%。落叶种类叶绿素含量平均为 $1.823 mg \cdot g^{-1}$,常绿种类为 $0.9865 mg \cdot g^{-1}$,为前者的54.11%。统计分析表明:叶绿素总量与总光合速率高低呈线性相关。表达式为:

$P_g = 10.4087 + 2.2343x$　　　$r = 0.689*$　　　$n = 9$

应该看到,总光合速率决定于很多因素,叶绿素含量仅是其中之一,这种相关性不一定具普遍意义(何纪星等,1995)。

表5 木兰科树种叶片叶绿素含量($mg \cdot g^{-1}$)

	乐东拟单性木兰	天女花	西康玉兰	天目木兰	红花木莲	观光木	长蕊木兰	鹅掌楸	望春玉兰	凹叶厚朴
叶绿素 a	1.011	1.749	1.131	1.118	0.745	0.847	0.492	1.491	1.613	1.123
叶绿素 b	0.238	0.154	0.285	0.828	0.234	0.243	0.136	0.455	0.203	0.788
总量	1.249	1.903	1.416	1.946	0.979	1.090	0.628	1.946	1.816	1.911
P_g	11.5929	14.4297	15.5769	15.9446	13.1123	13.2356	11.3326	—	13.6989	13.6624

3.6 气孔开度

气孔开度测定表明:其日进程是一个典型的单峰曲线(表6)。除个别树种凹叶厚朴外,日平均开度差异不大,平均为 7.029μm,最大为 8.667μm,最小为 5.336μm。

表6　木兰科树种叶片气孔开度日进程

树种	不同时间的气孔开度(μm)									
	11:00	13:00	15:00	17:00	19:00	……	05:00	07:00	09:00	日平均
乐东拟单性木兰	6.860	7.105	17.395	7.105	7.007		5.488	5.635	12.740	8.667
天目木兰	4.165	6.420	7.350	6.468	2.450		3.929	8.870	25.725	8.170
观光木	18.130	6.125	5.782	3.822	1.593		4.214	6.027	10.927	7.078
天女花	4.018	5.782	13.475	4.949	6.076		4.900	7.007	5.929	6.517
望春玉兰	7.350	10.290	7.487	3.479	2.107		7.007	8.428	4.312	6.308
西康玉兰	3.871	4.067	7.840	9.555	4.410		2.312	4.851	5.785	5.336
凹叶厚朴	0.822	1.225	3.871	0	0		3.381	5.488	2.548	2.167

4　讨　论

4.1　研究的这些木兰科树种，在光合特性上是有很大差异的。从净光合速率和日净同化总量这两个反映同化 CO_2 效率的指标看，水平较高的是天目木兰、天女花；较低的是凹叶厚朴、红花木莲和长蕊木兰；居中的是西康玉兰、望春玉兰和观光木。乐东拟单性木兰就日净同化量而言居高，而净光合速率则居低，似可归入居中类。这三类树种的最大净光合速率(P_{nmax})也可说明之，高类的 P_{nmax} 大，低类的小，而中等类的 P_{nmax} 变动较大，有的接近高类，也有接近低类的。P_{nmax} 是光－光合曲线上相应的 Pn 最大值，是一种理论值。P_{nmax} 分析避免了偶然性，较实测 P_n 分析更具可比性。

4.2　从光补偿点、饱和点和参数 K 分析，这些树种的耐荫性，对弱光利用特征是不同的，耐荫性相对较强的是观光木、望春玉兰、西康玉兰、凹叶厚朴和长蕊木兰，它们的光补偿点在900lx以下。还可细分为对光强利用幅度较小的类型(前两种)和对光强利用幅度较大的类型(后三种)。天目木兰、乐东拟单性木兰、天女花和红花木莲是耐荫性相对较弱的类型，光补偿点在1 600lx～2 900lx。其中，前二者对光强利用幅度大，后者利用幅度小。这几类树种的参数 K 明显不同且有规律性的变化，耐荫性相对较强、对光强利用幅度小的类型 K 为11 700lx和10 400lx；耐荫性相对较强、对光强利用幅度大的类型 K 为17 800lx、16 200lx和17 600lx。耐荫性相对较弱、利用光强幅度小的类型 K 为14 900lx和15 500lx，耐荫性较弱、利用光强幅度大的类型 K 为20 300lx和19 200lx。看来，参数 K 的大小受树种对光强的利用幅度和耐荫性的影响，用它来说明树种对光照的亲和性，特别是对弱光利用效率是很有前途的。

4.3　树种的光合特性受遗传基础控制，而测定的光合速率各参数则同时受环境因子的影响，这使研究的难度剧增。本研究测定的时间跨度不大(春季4月至5月上旬)。因而并不企求全面反映树种的全部光合特性及其变化。在相同的时间断面，较严格地控制环境条件和选择测定对象的一致性，较规范的测定方法以及数据的统计学处理，表达出这些树种在光合特性上的差异，是有较高可信度的，它为认识树种光合特性及今后深入研究打下了基础。

A PRELIMINARY STUDY ON PHOTOSYNTHETIC CHARACTERS OF MAGNOLIA SPECIES

He Jixing Zhang Ping Zhu Shouqian Zhao Zhifu
(Forestry Department of Guizhou University) (Longli Forest Farm of Guizhou Province)

Abstract

The net photosynthetic rate, dark respiration of 10 magnolia species were measured by QGD-7 infrared CO_2 analyzer, meanwhile, the net photosynthetic rate, leaf chlorophyll contents, stomatic openness of leaves at different positions or at different hierarchy of the same branch were measured. The model estimated the light compensation point and light saturation point. The similarity and difference of photosynthetic characters of magnolia species were compared and its types were divided. This study provided the basis of photosynthetic characters for migratory protection and planting of magnolia species.

Key words: Magnolia, Rare species, Photosynthetic character

贵州喀斯特台原亮叶水青冈林种—多度结构研究*

喻理飞　朱守谦　　　　魏鲁明

(贵州大学喀斯特生态环境研究中心)　　(茂兰国家级自然保护区管理局)

摘要：采用株数、显著度、重要值研究了贵州喀斯特台原亮叶水青冈(*Fagus lucida*)林21个样地乔木层种－多度结构的分布型，并对其进行了类型划分。分析了种－多度结构类型与生境、群落类型、群落数量特征的关系，以及亮叶水青冈种群在各种－多度结构类型中分享资源空间的方式。

关键词：贵州喀斯特台原　亮叶水青冈林　种－多度分布型　种－多度结构类型　生境

种－多度结构是阐明群落构成种数及其数量分布，反映群落组成结构的方式之一。它有助于揭示群落结构实质和变化以及各种群对资源分享方式。物种－多度结构的研究在动物群落中较多，并提出了一些生物学假说和分布模型(赵志模等，1990)，但对植物群落报道不多。本文是对贵州宽阔水喀斯特台原亮叶水青冈(*Fagus lucida*)林种－多度结构及其类型形成原因等问题的研究，以期加深对亮叶水青冈林群落结构以及各种群对资源分享方式的认识，进一步认识群落多样性变化的内涵。

1　材料与方法

供分析研究的21个群落样地材料，来自于贵州省绥阳县宽阔水林区中山喀斯特台原上常绿落叶阔叶混交林的主要森林类型——亮叶水青冈林。为中亚热带垂直带上的顶极群落。样地面积800m²，总计16 800m²。

本文种的多度分别用相对株数、相对显著度、相对重要值量度。群落物种丰富度用群落最小表现面积上出现的种数表示；多样性用Shannon-Wiener多样性指数和均匀度指数测度；根据

---

* 本文曾发表于《山地农业生物学报》，1998，17(1)。

Simpson 优势度指标测定生态优势度；用多度最大的种群与群落内各个种 - 多度的总和之比作为群落优势度指标(张大勇等,1988)。

种) - 多度结构类型划分用组平均法系统聚类。

2 结果与分析

2.1 种一多度结构的指标选择

种 - 多度关系通常用各种群个体数量的分布表示,尤其在动物、昆虫种群研究时常用。在研究植物群落时,也可用各种群的株数、盖度、显著度、重要值、生物量、能量等表征其数量分布(尚玉昌等,1992),它从不同侧面反映各种群之间的关系。种 - 株数结构表征了森林群落各树种的个体数量的分配关系,是物种多样性的表达形式之一。结合分布格局研究,可分析种群空间分布及对资源利用状况;结合种群年龄结构、生物学特性的研究,可揭示森林群落的结构与动态关系。群落生物量在各种群中的分配,可反映群落中种群对资源利用、分享的方式,影响该森林生态系统的能量流动、物质循环水平及系统功能水平;特别是在优势种明显的群落,优势种群的兴衰直接影响生态系统的稳定。在难于测定各种群生物量时,显著度最接近生物量所表达的信息。种群在群落中的地位、作用、综合反映在种 - 重要值关系中。

本文采用种 - 相对株数、种 - 相对显著度,种 - 重要值表征群落种 - 多度关系,以期从不同侧面反映各种群对资源分享的方式和程度。

2.2 种 - 多度结构分布型

对亮叶水青冈林 21 个样地乔木层种 - 多度分布进行分布型拟合,结果见表 1。可见,

表 1 亮叶水青冈林 21 个样地种 - 多度结构分布拟合情况

种 - 多度结构	几何级数分布	MacArthur 分布	对数正态分布	等比 - 等比级数分布	等比 - MacArthur 分布
种 - 相对株数结构	2,8,16,20	3, 7, 10, 13, 16,19,21	3, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 19,21,25	1,4,5,6,7,8,17,18, 20,23	4,5,6,7,8,17, 18,23
种 - 相对显著度结构	7,12,13,17,19, 20	19		2,3,4,5,6,8,9,10, 11,16,18,21,23,25	1,2,3,4,5,6,8, 10,16,21,23,25
种 - 相对重要值结构	6,13,16,17,18, 20	6, 7, 12, 13, 16,17,19,20, 21,23	7, 8, 10, 12, 17, 19, 21, 23,25	1,2,3,4,5,11	2,3,5,11

注:等比 - 等比级败分布、等比 - MacArthur 分布为分段拟合;表中数字为样地号。

种 - 多度结构的分布部分服从于过去已研究过的分布模型(几何级数分布,MacArthur 分布,对数正态分布),但也有很大的分异,表现为同一种 - 多度结构分布可用多个模型拟合;既有各种 - 多度结构分布模型之间的过渡类型,也有多种分布模型的混合型,反映种 - 多度分布型的

多样化。研究表明,当多度在种序上的分配极不均匀时,即群落优势度很大时,分段拟合较为合理,种-相对显著度结构分布尤为明显。

2.3 种-多度结构类型

亮叶水青冈林种-多度结构复杂、多样,对其进行类型划分,有利于揭示种-多度结构的变化规律以及与群落类型、生境的本质联系。对21个样地种-多度结构分布用组平均法进行系统聚类的结果见图1、表2。

表2 亮叶水青冈林21个样地种-多度结构聚类结果

种-多度结构类型		包括样地
种-相对株数结构类型	Ⅰ	5,6,18,20
	Ⅱ	1,4,8
	Ⅲ	2,3,9,10,11,12,16,17,19,2325
	Ⅳ	7,13,21
种-相对显著度结构类型	Ⅰ	1,5,11
	Ⅱ	2,3,4,6,8,9,10,16,18,23,25
	Ⅲ	7,12,13,17,19,20,21
种-相对重要值结构类型	Ⅰ	1,3,5,11
	Ⅱ	2,6,16,18,23
	Ⅲ	4,8,9,10,25
	Ⅳ	7,12,13,17,19,20,21

导致种-多度结构类型差异的原因是群落中种序长度和各种群数量分配的不同配合。分析两因素在各类型中的变动系数(表3),前二位物种相对重要性在各种-多度结构类型中其变动系数多数小于种序长度变动系数;种-相对株数结构类型Ⅳ,种-相对显著度结构类型Ⅲ则相反;种-相对重要值结构类型Ⅰ、Ⅳ两者近等,说明在类型划分时,多数类型是各种群数量分配起主导作用,少数类型种序长度起主导作用。

表3 种-多度结构类型变动系数

种-多度结构类型		种-相对株数结构类型				种-相对显著度结构类型			种-相对重要值结构类型			
		Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ
相对重要性前2位累积值	均值	57.01	56.44	39.77	24.47	95.78	73.23	51.67	56.64	45.12	50.26	31.02
	变动系数	0.11	0.07	0.09	0.20	0.02	0.13	0.19	0.23	0.12	0.12	0.14
种序长度	均值	18.50	19.33	21.36	27.67	21.00	18.73	24.17	19.75	20.20	19.00	24.17
	变动系数	0.20	0.28	0.11	0.12	0.22	0.25	0.15	0.23	0.17	0.16	0.15

图2表明:从类型Ⅰ→Ⅲ(Ⅳ)群落优势度递减而种序变化不明显,说明群落优势度是关键,也证实了May(1975)对该指标的评价:它可与任何一个反映种-多度关系的定量指标相媲美。

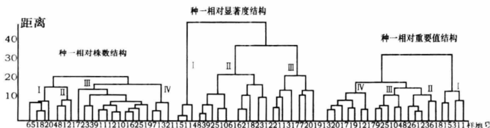


图 1 种 - 相对多度结构系统聚类图

类型划分结果及聚合过程都反映出种 - 相对显著度结构类型与种 - 相对重要值结构类型有很高的相似性，而两者与种 - 相对株数结构类型相异。究其原因是相对株数、相对显著度为单因素指标，对其种 - 多度结构进行聚合分类结果，反映其结构相似聚合规律；重要值为复合指标，对种 - 相对重要值聚合分类受制于多因素，分析重要值组成结构的数量变化（表 4），表明相对显著度占有主导地位，并决定种 - 相对重要值结构类型的划分趋势。

表 4 群落优势度（相对重要值）结构

相对重要值结构类型	相对重要值	相对显著度	相对株数	相对频度
Ⅰ	47.80(100%)	29.65(62.03%)	11.68(24.44%)	6.70(14.02%)
Ⅱ	26.68(100.0%)	15.14(56.75%)	7.22(27.06%)	4.34(16.27%)
Ⅲ	35.82(100.0%)	23.00(64.21%)	7.41(20.69%)	5.41(15.10%)
Ⅳ	16.99(100.0%)	7.81(45.97%)	5.66(33.31%)	3.53(20.78%)

注：()内数字为该指标所占相对重要性百分率。

对亮叶水青冈林种 - 多度结构与资源利用关系的理解，可采用种 - 相对重要值结构综合反映出各种群的空间分配、资源利用的地位。而种 - 相对显著度结构能够最好地体现该群落各种群对资源利用、分享方式。种 - 相对株数结构可反映各种群个体数量分配。结合种群空间分布格局分析，各种 - 相对株数结构类型中主要优势种亮叶水青冈种群空间格局（表 5），从类型Ⅰ→Ⅳ，个体数量空间位置的分布形式由集中走向分散，反映了亮叶水青冈种群对空间的利用形式。

表 5 亮叶水青冈种群分布格局测定

种 - 相对株数结构类型	样方数	方差/均值	T	$T_{0.01,n-1}$	分布格局
Ⅰ	40	3.23	9.97	2.304	集群分布
Ⅱ	30	1.59	2.23	2.756	随机分布
Ⅲ	110	2.00	7.07	2.617	集群分布
Ⅳ	30	0.80	-0.76	2.756	随机分布

注：$T=[s^2/x-1]\sqrt{\frac{2}{n-1}}$。

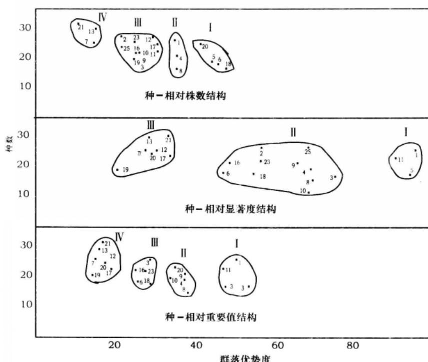


图 2　亮叶水青冈林样地分布

阿拉伯数字为样地号;罗马数字为种-多度结构类型号

各种-多度结构类型特点与群落多样性特征关系(表6,图3)表述如下。

表6　各种-多度结构类型的群落数量特征

种-多度结构类型		样本数	丰富度	均匀度	多样性指数	生态优势度	群落优势度
种-相对株数结构类型	Ⅰ	4	18.50±3.20	0.6841±0.0265	2.8705±0.2345	0.2326±0.0296	44.2150±3.0376
	Ⅱ	3	19.33±4.50	0.7131±0.0307	3.0206±0.3400	0.1912±0.0248	35.0133±0.6532
	Ⅲ	11	21.36±2.31	0.8023±0.0470	3.5569±0.1550	0.1205±0.0181	26.4618±3.9014
	Ⅳ	3	27.67±2.62	0.8798±0.0253	34.2053±0.192	0.0650±0.0181	13.9133±3.1732
种-相对显著度结构类型	Ⅰ	3	21.00±3.74	0.7484±0.0484	3.2734±0.3756	0.1764±0.0470	92.9600±2.7746
	Ⅱ	11	19.64±3.47	0.7611±0.0743	3.2927±0.4368	1551±0.0594	58.8982±13.3210
	Ⅲ	7	24.71±3.73	0.8139±0.0667	3.7611±0.4223	0.1132±0.0462	29.3414±5.0690
种-相对重要值结构类型	Ⅰ	4	1975±3.90	0.7805±0.0696	3.3307±0.3401	0.1598±0.0501	44.2325±10.4630
	Ⅱ	5	20.20±2.99	0.7364±0.0619	3.1921±0.4065	0.1730±0.0655	26.6880±1.9997
	Ⅲ	5	19.00±2.68	0.7677±0.0767	3.3323±0.4594	0.1455±0.0526	35.8120±1.7917
	Ⅳ	7	24.71±3.33	0.8139±0.0667	3.7611±0.4223	0.1132±0.0462	16.9914±1.7447

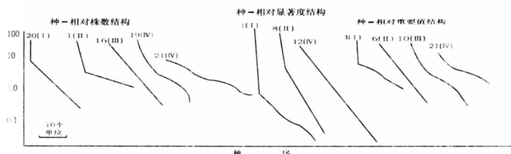


图 3　种－相对多度结构典型曲线

阿拉伯数字为样地号；罗马数字为种－多度结构类型号。

种－相对株数结构类型 从类型Ⅰ→Ⅳ，曲线变化趋势：由很陡、分段拟合的混合型，经几何级数分布、对数正态分布到曲线平缓 MacArthur 模型分布(图 3)，反映了群落由少数优势种群首先占有生境资源逐渐过渡到多种群随机占有有限资源空间的趋势。各类型的群落多样性特征呈现规律性变化(表 6)：丰富度、均匀度、多样性指数随第Ⅰ→Ⅳ类型而增加；生态优势度，群落优势度则减少。由单优群落过渡到多优群落。亮叶水青冈种群平均相对株数分别为 29.13%，26.93%，16.12%，8.80%，优势地位逐级降低。

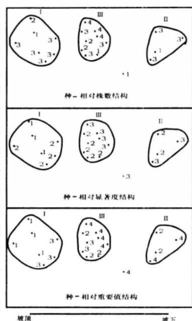
种－相对显著度结构类型从第Ⅰ→Ⅲ类型，其分布型由混合型过渡到几何级数分布。反映该群落中物种对资源分配总是以优势种优先占有有限资源方式进行，其占有程度随物种优势地位下降而减少。群落多样性指数、丰富度、均匀度随之增加，而生态优势度、群落优势度则呈下降趋势。亮叶水青冈种群显著度的平均相对重要性分别为 92.96%，54.59%，24.47%，反映出亮叶水青冈种群在群落中的功能、地位逐渐下降。

种－相对重要值结构类型从第Ⅰ→Ⅳ类型，分布型由等比－等比混合型过渡到对数正态分布、MacArthur 模型分布，优势种群对群落结构、功能的贡献由单优种群作用过渡到多优种群组共同作用。群落多样性特征变化不甚明显。第Ⅰ、Ⅲ类型，亮叶水青冈种群平均相对重要性为 47.80%，35.82%，居优势地位；第Ⅱ、Ⅳ类型则分别为 18.70%，12.90%，其优势地位被粗穗石栎(*Lithocarpus spicata*)、多脉青冈(*Cyclobalanopsis multinervis*)居分，构成优势种组。

2.4　种－多度结构类型与群落类型和生境

亮叶水青冈林种－多度结构类型与群落类型无关，即同一群落类型中含有多种种－多度结构类型，或同一种－多度结构类型存在于不同的群落类型中(图 4)。究其原因，主要是两种类型划分依据不同，群落类型划分为群落相似性分类，种－多度结构类型为多样性分类。亮叶水青冈林各类型中多种种－多度结构共存现象，说明在同一群落类型中生态位分化和组成物种对生态位的利用之间存在多种组合形式，并与生境相关联。山顶，生境严酷，亮叶水青冈种群优先占领，为亮叶水青冈－箭竹林(朱守谦等，1985)(图 4)。乔木第 1 亚层为亮叶水青冈种群，对群落环境形成起决定作用，其下各层树种侵入分两种情况：部分地段，侵入树种不多，且株数集中于几个树种，形成以亮叶水青冈为绝对优势的资源分配形式，为混合型种－多度结构

类型;部分地段,侵入树种多,株数多且分布均匀,有限资源为多种群居分,尽管仍以亮叶水青冈种群为优势,但各种群对资源分配方式以对数正态分布为主的种－多度(相对株数、相对重要值)结构类型。坡下部,生境较好,为亮叶水青冈、粗穗石栎混交林分布,各种群对生态位利用形式反映为两种种－多度结构类型:局部地段,各种群对资源分配为优势种优先占领的混合型或几何级数分布;其他地段则为多优势种共同分享资源空间。各种群的个体数量分配为种－相对株数结构类型Ⅲ,表现为对数正态分布;反映在群落中的综合地位上,为种－相对重要值结构类型Ⅲ,为 MacArthur 分布,多种群随机占有有限生态位;但种－相对显著度结构仍为生态位优先占领的几何级数分布。坡中部,生境水热条件、物种分布处于过渡地段,为亮叶水青冈、多脉青冈林分布,生态位分化复杂而不稳定,种群间竞争激烈,各种群对生态位利用形式多样,反映为种－多度结构类型的复杂、多样,大多数种－多度结构类型在该群落类型中出现。



4 种－多度结构类型与群落类型和生境的关系
罗马数字为群落类型号:Ⅰ.亮叶水青冈－箭竹林;Ⅱ.亮叶水青冈、粗穗石栎混交林;Ⅲ.亮叶水青冈、多脉青冈混交林。阿拉伯数字为种－多度结构类型号。

3 讨　　论

亮叶水青冈林 21 个样地的种－多度分布型的模型拟合,反映出其多变特性。因为群落起源是多元的,动态变化的;种的分布是独立的,而群落分布则是连续的,在具体地段反应为群落组成结构、种群数量的变化。在揭示群落结构组织水平时,种－多度分布型较物种多样性指标提供更多的信息。说明植物群落种－多度分布型是一个有意义但复杂的课题。对种－多度结构类型划分,有利于揭示亮叶水青冈林在不同生境中各种群对资源分享的方式。结合树种生物学特性研究及长期的定位研究,有可能进一步揭示群落的形成、发展和相应的结构变化,群落类型与种－多度结构类型的关系;种－多度结构类型与生境关系等群落学规律,是很有意义的研究课题。

A PRELIMINARY STUDY ON THE SPECIES - ABUNDANCE STRUCTURE OF *FAGUS LUCIDA* FOREST IN KARST PLATFORM AREA IN GUIZHOU PROVINCE

Yu Lifei Zhu Shouqian

(Research Center of Karst Ecological Environment, Guizhou University)

Wei Luming

(Management Bureau of Maolan National Nature Reserve)

Abstract

In the paper the character of species-abundance distribution of the *Fagus lucida* forest on the Kuankuoshui forest area is discussed. The species-abundance distribution types are divided and its relationships with habitat, forest community types, the quantity character of forest community are analyzed. The resource utilization ways for the *Fagus lucida* in different species-abundance distribution types are presented.

Key words: Karst platform in Guizhou province, *Fagus lucida* forest, Species-abundance distribution, Species-abundance distribution types, Habitat

贵州柏箐喀斯特台原
常绿落叶阔叶林物种多样性研究*

喻 理 飞

（贵州大学喀斯特生态环境研究中心）

摘要：本文采用群落学研究方法，对贵州柏箐喀斯特台原常绿落叶阔叶混交林的物种多样性与贵州其他自然保护区森林进行对比研究，结果表明：柏箐喀斯特台原常绿落叶阔叶混交林的多样性特征与贵州典型的喀斯特森林差异较大，而与贵州宽阔水喀斯特台原和雷公山常态地貌上发育的常绿落叶阔叶林相似；该区主要森林群落厚皮栲、樱群落（CC），厚皮栲、野茉莉群落（CS），厚皮栲、稠李群落（CP），花楸、石栎群落（SL）多样性较高，而分布生境严酷的杜鹃、巴东栎群落（RQ）、巴东栎群落（Q）和人为干扰强烈的珙桐群落（D）、大叶杨群落（P）物种多样性指数低；因对林下金佛山方竹长期经营，群落物种多样性的垂直变化是乔木第一亚层低于第二亚层，灌木层低于乔木层。

关键词：多样性 常绿落叶阔叶林 柏箐喀斯特台原 贵州

生物多样性保护是世界关注的热点，森林生态系统作为陆地生态系统中最重要的部分，其生物多样性备受人们的关注。中国常绿落叶阔叶混交林作为地带性植被，主要分布于北亚热带地区，贵州省属中亚热带地区，其地带性植被是常绿阔叶林，在山地常绿落叶阔叶混交林成为植被垂直带谱中的一个组成成分，在喀斯特区常绿落叶阔叶混交林成为地形顶极植被。贵州省喀斯特面积占73%，喀斯特森林分布面积广，对茂兰典型喀斯特森林物种多样性以及与贵州常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林群落物种多样性曾进行过对比研究（朱守谦，1987，1993，1997）。喀斯特台原分布于贵州中北部，对贵州喀斯特台原区亮叶水青冈林种多度结构（喻理飞，1998），退化喀斯特森林恢复过程中物种的变化（喻理飞，2000）曾进行过研究，但对于喀斯特台原区常绿落叶阔叶混交林多样性缺少研究。本文试图通过多样性分析，加深对贵州喀斯特台原区常绿落叶阔叶混交林的认识，可为喀斯特台原区退化喀斯特森林恢复与重建措

* 本文曾发表于贵州科学，2002，20(2)。

施的制订提供依据。

1 研究区域自然条件概况

本研究在贵州省桐梓柏箐自然保护区内进行。该保护区由柏枝山喀斯特台原和箐坝大山喀斯特台原构成，台原面海拔 1800～2000m，最高 2227m。东经 107°02′～108°13′，北纬 28°48′～28°55′。年均温 6.4～10.3℃；全年降水量 1382.1mm，年均相对湿度 90%；无霜期 223d；全年日照时数 1094.4h。台原区因残坡积层覆盖较厚，形成深厚的土壤，与贵州茂兰自然保护区裸露碳酸盐类岩石区典型的喀斯特生境缺土少水完全不同。以山地黄棕壤和棕色石灰土为主。土层深厚，大于 100cm，且分层明显：A 层 12cm，暗褐色，团粒结构，B 层 35cm 以上，黄褐色，块状结构；pH5.6～7.2。

该区常绿落叶阔叶混交林主要有如下 8 个森林群落类型：厚皮栲（*Castanopsis chunii*）、樱（*Cerasus pseudocerasus*）群落（缩写 CC）；厚皮栲（*Castanopsis chunii*）、野茉莉（*Styrax japonicus*）群落（CS）；厚皮栲（*Castanopsis chunii*）、稠李（*Padus racemosa*）群落（CP）；花楸（*Sorbus* spp.）、石栎（*Lithocarpus* spp.）群落（SL）；杜鹃（*Rhododendron* spp.）、巴东栎（*Quercus engleriana*）群落（RQ）；巴东栎（*Quercus engleriana*）群落（Q）；珙桐（*Davidia involucrata*）群落（D）；大叶杨（*Populus lasiocarpa*）群落（P）。常绿落叶阔叶混交林林下金佛山方竹（*Chimonobambusa utilis*）因经济价值较高，经营活动较频繁。

2 研 究 方 法

采用常规样地调查方法进行。样地 20m×40m，分为 10 个 10m×8m 乔木样方，在每个乔木样方内设置 1 个 4m×4m 灌木样方和 1 个 1m×1m 草本样方。调查记录每个样方内乔、灌木及幼树的种类、数量、胸径、地径、高度、冠幅、盖度，并判定每株树木是实生或萌生起源，草本植物种类、数量、平均高、盖度。调查群落样地 15 块，共 $12000m^2$。

物种多样性指数计算方法很多，本文采用以下指标度量（朱守谦，1987；彭少麟，1983）：Simpson 多样性指数（D），$D = N(N-1)/\sum n_i(n_{i-1})$；均匀度指数（$J$），$J = ((S-\beta)(\alpha-1)\alpha + \beta(\alpha+1)\alpha)/\sum n_i(n_{i-1})$；生态优势度用 Simpson 指数（$C$），$C = \sum n_i(n_{i-1})/N(N-1)$。式中，$N$ 为物种个体总数，n_i 为第 i 种的个体数，S 为物种数，β 为 N 被 S 整除以外的余数，α 为 $(N-\beta)/S$。

3 结果与分析

3.1 森林群落乔木层物种多样性

各森林群落乔木层物种多样性测定结果见表 1。各森林群落物种多样性不同，CC、CS、CP、

SL 物种多样性较高,而 RQ、Q、D、P 群落的物种多样性较低。这与森林群落组成结构、分布、受干扰程度相关。厚皮栲、樱群落(CC),厚皮栲、野茉莉群落(CS),厚皮栲、稠李群落(CP),花楸、石栎群落(SL)构成柏箐保护区森林主体,分布于喀斯特台原较平坦的地段,因林下金佛山方竹数量不多,人类经营活动较小,森林受干扰的程度相对较小,多样性指数(D)尽管有异,但差距不大,均高于 10;物种数(R)和均匀度(J)较高而生态优势度(C)较低。而其他群落因自然分布和人为活动原因,群落物种少或优势种重要值很高而导致物种多样性下降。杜鹃、巴东栎群落(RQ)分布于台原高海拔山脊区,风大,土层薄,生境严酷,环境可容纳的物种相对较少,物种多样性低。巴东栎群落(Q)分布于坡度较大的台原边缘,海拔相对较低,生境对物种有较大的容纳量,但各物种个体分布的均匀程度很低,仅 0.058,优势种巴东栎重要值高达 127.34,生态优势度高,导致物种多样性指数降低。珙桐群落(D)物种多样性指数低,生态优势度高,且均匀度低。大叶杨群落(P)分布海拔 1760m,生境湿润、肥沃地段,但人为砍伐活动频繁,形成大叶杨单优群落,其重要值达 223.93,物种多样性、均匀度低,生态优势度高。因此反映柏箐自然保护区森林主体的群落物种多样性较高,而人为活动频繁,分布生境严酷的群落物种多样性较低。

表 1 群落乔木层物种多样性

群落类型	物种数(S)	株数(N)	多样性指数(D)	均匀度(J)	生态优势度
CC	19	56	11.62	0.92	0.09
CS	23	99	14.91	0.52	0.07
CP	18	88	14.56	0.50	0.07
SL	15	30	18.13	0.63	0.06
RQ	14	143	3.66	0.24	0.27
Q	30	164	4.70	0.06	0.21
D	8	23	4.20	0.31	0.24
P	19	77	6.67	0.26	0.15

3.2 森林群落物种多样性垂直变化

群落内不同层次的多样性垂直变化与生态小生境的分化同步(朱守谦,1987),通常随群落高度降低,生态小生境分化趋于复杂多样,从而导致多样性呈逐渐提高的趋势。正常发展的亚热带森林内,林冠层下能容纳较高的物种多样性,这可能是亚热带森林普遍规律(彭少麟,1983)。但柏箐森林群落多样性垂直变化与此不同(表 2),从乔木第一亚层到第二亚层、多样性指数呈规律性增加,但灌木层则降低。乔木第一亚层的生态小生境相对单一,树种少,仅 4 ~ 11 种。因该层林冠对群落环境因子再分配作用,使下层的生态小生境分化增大,乔木第二亚层除有上层乔木个体外,还有其他树种,树种达 6 ~ 28 种,物种多样性较高。导致灌木层物种多样性降低的重要原因有二,其一,南方山地森林灌木层中竹类层片发育常导致该层物种多样性降低,这与竹类的生物学特性有关,通过竹鞭繁殖,金佛山方竹在林下密度大,影响其他树种

侵入、定居；其二，人们对金佛山方竹的经营活动。柏枝山和箐坝常绿落叶阔叶林的灌木层中有大量的金佛山方竹，因其笋具较高的经济价值，长期以来围绕育笋实施了一系列的经营措施，其中，每年的"垫林"措施对灌木层影响最大。所谓"垫林"，即每年采笋前在林下砍除金佛山方竹以外的其他小树，并将其与枯枝落叶一起埋入土中，以清理林地，既有利于土壤肥力的提高，又便于采笋活动的实施。致使灌木层中树种贫乏而金佛山方竹个体数量增大，通常金佛山方竹个体数可占灌木层总株数的80%。已成为该保护区常绿落叶阔叶林的特点之一。

表2　森林群落物种多样性垂直分布

群落类型	样地号	乔木第一亚层				乔木第二亚层				灌木层			
		S	N	D	J	S	N	D	J	S	N	D	J
CC	5	6	13	3.55	0.36	20	61	6.42	0.22	11	531	2.24	0.61
CS	4	11	24	9.32	0.53	21	75	13.30	0.47	23	378	3.13	0.25
CP	10	10	15	21.52	0.87	16	99	11.64	0.53	19	336	3.83	0.19
SL	6	4	7	7	1	14	23	15.81	0.56	24	280	3.63	0.14
Q	15	30	164	4.7	0.06					28	204	3.89	0.12
D	13	4	10	2.44	0.49	6	13	4.35	0.42	5	170	1.50	0.29
RQ	1	14	143	3.66	0.24					1	480	1.00	1.00
P	20	4	35	1.75	0.4	28	42	13.05	0.86	15	356	1.26	0.08

4　贵州各地常绿落叶阔叶混交林物种多样性比较

贵州喀斯特区典型的顶极群落的属性是常绿落叶阔叶混交林（周政贤，1987；朱守谦，1993，1997），喀斯特台原是贵州喀斯特区较特殊的一种地貌类型，台原上分布的常绿落叶阔叶混交林多样性特征见表3。材料表明：柏箐自然保护区森林群落多样性特征与贵州省宽阔水喀斯特台原和雷公山常态地貌上发育的常绿落叶阔叶混交林具有一致性，与茂兰自然保护区贵州典型的喀斯特常绿落叶阔叶混交林差异较大。

表3　不同地点常绿落叶阔叶混交林物种多样性

地　点	地　貌	经纬度	样地数	海拔(m)	丰富度(S)	多样性指数(D)	均匀度(J)
柏箐保护区	喀斯特台原	N28°48′～28°55′ E107°02′～107°13′	15	1750～2200	18.3±6.1	9.68±5.45	0.42±0.26
宽阔水保护区	喀斯特台原	N28°11′ E107°11′	24	1400～1750	20.6±4.8	8.53±3.78	0.33±0.09
雷公山保护区	常态地貌	N26°20′ E108°20′	10	1350～1850	17.9±6.6	8.00±3.80	0.35±0.08
荔波茂兰保护区	喀斯特	N25°09′～25°20′，E107°52′～108°05′	14	600～900	59.8±12.5	22.13±10.96	0.28±0.09

注：部分数据引自文献（朱守谦，1987）。

形成这种差异的原因主要是保护区所处的地理位置、海拔高度和地貌差异。一方面,柏箐自然保护区与茂兰自然保护区纬度相差3°、海拔高度相差1000 m左右,形成的生物气候条件差异较大,茂兰自然保护区为中亚热带湿润季风气候,而在其他保护区的常绿落叶阔叶混交林均为山地暖温带湿润气候。另一方面,因喀斯特台原地貌的特殊性,其台原生境与喀斯特非台原区域截然不同。贵州喀斯特台原地貌的台原面相对平坦,碳酸盐类岩和砂页岩呈复区分布,碳酸盐类岩和砂页岩的堆积物厚,在其生物气候条件下,经过长期风化,台原的表层由较深厚的土壤所覆盖,并由非地带性的石灰土向地带性山地黄棕壤发展,接近于常态地貌的生境特征。因此,柏箐自然保护区森林群落的丰富度、物种多样性、均匀度与宽阔水和雷公山自然保护区多样性相似,树种落叶是对冬季低温的适应。茂兰国家级自然保护区是贵州喀斯特区纯质灰岩和纯质白云岩在温暖湿润的亚热带条件下形成的裸露型喀斯特地貌,土壤浅薄,土体不连续,临时性缺水频繁,小生境复杂多样,导致常绿落叶阔叶混交林的种类组成复杂,其树种落叶是对生境干旱的适应。

STUDY ON DIVERSITY OF EVERGREEN AND DECIDUOUS BROADLEAF FOREST IN BAIQING KARST PLATFORM AREA IN GUIZHOU PROVINCE

Yu Lifei

(Research Center of Karst Ecological Environment, Guizhou University)

Abstract

By means of community the species diversity features of evergreen and deciduous broadleaf forest in Baiqing Karst platform area were study, compared with those in other reserves in Guizhou province. The result showed that, the species diversity index of evergreen and deciduous broadleaf forest was different between Baiqing Karst platform with typical Karst landforms, but it was similar with those on Karst platform and normal landforms. In Baiqing reserve, main forest communities are *Castanopsis chunii* and *Cerasus pseudocerasus* community, *Castanopsis chunii* and *Styrax japonicus* community, *Castanopsis chunii* and *Padus racemosa* community, *Sorbus* spp. and *Lithocarpus* spp. community, with higher diversity, meanwhile, *Rhododendron* spp. and *Quercus engleriana* community, *Quercus engleriana* community, *Davidia involucrata* community, *Populus lasiocarpa* community were distributed in harsh habitats, with lower diversity. Vertical change of diversity index in community was raise from the first sub-layer to the second sub-layer in tree, and that from tree layer was higher than that shrub layer, because of human management activities for *Chimonbambusa utilis* in shrub.

Key words: Diversity, Evergreen and deciduous broadleaf forest, Baiqing Karst platform, Guizhou province

贵州柏箐喀斯特台原区珙桐群落特征研究*

喻理飞

（贵州大学喀斯特生态环境研究中心）

摘要：采用群落和种群研究的常规方法，对贵州喀斯特台原柏箐自然保护区内珙桐群落进行研究，结果表明：珙桐群落主要优势种群为珙桐和五裂槭，重要值分别为142.93和61.79。两种群间呈正联结关系，均为集群分布，但五裂槭聚集强度高于珙桐；五裂槭为进展种群，而珙桐种群因幼树缺失为衰退种群；群落灌木层树种稀少，物种多样性低于乔木层。导致珙桐种群幼树缺失和灌木层树种稀少的原因是人为经营活动。因此，必须对珙桐群落实行绝对保护。

关键词：珙桐群落　特征　喀斯特台原　贵州

珙桐（*Davidia involucrata*）是第三纪古热带植物区系的孑遗植物，是我国一级重点保护植物。珙桐天然林主要分布于山地常绿落叶阔叶混交林中（侯学煜，1982；周政贤等，1990），分布面积小，种群数量小。在贵州珙桐分布范围较大，现查明其分布区涉及江口、松桃、印江、绥阳、桐梓、道真、纳雍、织金、石阡、赫章等10余个县，但成片分布的地段集中于梵净山国家级自然保护区和桐梓柏箐自然保护区[2]。杨业勤曾对梵净山珙桐林分布、类型及珙桐育苗进行研究（周政贤等，1990），本文试图从群落组成、种群结构、种群分布格局、种间联结、物种多样性等方面对柏箐自然保护区珙桐群落的特征进行研究，以深化对珙桐群落的认识。

1　研究区域自然条件概况

本研究在贵州省桐梓柏箐自然保护区内进行。该保护区由柏枝山喀斯特台原和箐坝大山喀斯特台原构成。东经107°02′～108°13′，北纬28°48′～28°55′。年均温6.4～10.3℃；全年降水

* 本文曾发表于《贵州科学》，2002，20(3)。

量 1382.1mm,年均相对湿度 90%;无霜期 223d;全年日照时数 1094.4h。

珙桐群落为柏枝山和箐坝大山喀斯特台原上中亚热带山地常绿落叶阔叶混交林中的一种森林类型,分布于沟谷两侧、湿度大的坡地上。在柏枝山分布于海拔 1940~2050m,箐坝分布于 1750m。现有分布点为柏枝山下大岩千,箐坝团山堡、西角。因常绿落叶阔叶混交林下灌木层中,金佛山方竹竹笋具较高经济价值,对其经营活动频繁,对幼树幼苗影响较大。

研究样地设置于柏枝山,海拔 1 940~1 960m,坡向 N28°E,坡度 25°~27°。基岩为燧石灰岩,母质为燧石灰岩坡积物;土壤类型为棕色石灰土,土层厚大于 100cm,分层明显;0~12cm 为 A 层,暗褐色,团粒结构;12~47cm 为 B 层,黄褐色,块状结构;48~100cm 以下为 C 层,黄色,块状结构;pH5.6~7.2,石砾含量高。

1.2 研究方法

1.2.1 调查方法

群落样地取样 20m×40m,分为 10 个 10m×8m 乔木样方,在每个乔木样方内设置 1 个 4m×4m 灌木样方和 1 个 1m×1m 草本样方。调查记录每个样方内乔、灌木及幼树的种类、数量、胸径、地径、高度、冠幅、盖度,并判定每株树木是实生或萌生起源,草本植物种类、数量、平均高、盖度。调查群落样地 2 个,共 $1600m^2$。

1.2.2 数据处理方法

种群年龄结构按 Rutz 立木级划分(林鹏,1986),即Ⅰ级幼苗,高度 33cm 以下;Ⅱ级苗木,高度 33cm 以上,胸径 < 2.5cm;Ⅲ级幼树,胸径 2.5~7.5cm;Ⅳ级立木,胸径 7.5~22.5cm;Ⅴ级大树,胸径 > 22.5cm。

种间分布格局的测定采用方差/均值比法,种群聚集强度用 Lloyd 平均拥挤指数(m*),聚块性指标(m*/m)测度(周纪伦,1992)。种间联结关系用相关系数 t 检验法测定(Jhon A. 拉德维格,1991)。物种多样性指数计算方法很多,本文采用以下指标度量:Simpson 多样性指数(D),$D = N(N-1)/\sum n_i(n_{i-1})$;均匀度指数($J$),$J = [(S-\beta)(\alpha-1)\alpha + \beta(\alpha+1)\alpha]/\sum n_i(n_{i-1})$。式中,$N$ 为物种个体总数,n_i 为第 i 种的个体数,S 为物种数,β 为 N 被 S 整除以外的余数,α 为$(N-\beta)/S$。

2 结果与分析

2.1 群落组成、外貌

珙桐群落组成物种少,乔木层 10~14 种,均为落叶成分(表 1)。珙桐重要值最高,为 142.93,其次为五裂槭,重要值为 61.79,以珙桐和五裂槭为主体的乔木层决定了群落环境和外

貌。珙桐群落盖度 0.66～0.82,高度 16～18m,最大树高达 22.5m;平均胸径 24.5cm,最大胸径 68cm。垂直结构可分为乔木层、灌木层和草本层。乔木层垂直结构可分为两亚层(图 1),12～18m 为第一亚层,由珙桐、五裂槭、水青树和川榛组成,盖度 0.6～0.7,枝下高 6～9m,密度 113～125 株/hm^2。第二亚层 6～12m,由珙桐、五裂槭(*Acer oliverianum*)、稠李(*Padus racemosa*)、簇叶新木姜(*Neolitsea confertifolia*)、美脉花楸(*Sorbus caloneura*)、灯台树(*Cornus controversa*)、始建槭(*Acer henryi*)组成。灌木层为金佛山方竹及少量的乔木层树种的幼体。金佛山方竹密度为 5563～6663 株/hm^2。草本层很少,有凤尾蕨科(Pteridaceae)、荨麻科(Urticaceae)、蔷薇科(Rosaceae)、堇菜科(Violaceae)、茜草科(Rubiaceae)植物,高度 20～30cm;层间植物有苔藓、地衣,藤本植物少。群落生活型谱(图 2)表明,包括藤本植物在内的高位芽植物占优势,为 60.71%,其中大高位芽为 25%,小高位芽仅占 3.5%,这与人类对金佛山方竹的经营活动中伐除其他灌木直接相关。地面芽、地下芽和一年生植物处于林下草本层,对群落外貌作用不明显。根据 Raunkiaer 叶级标准可知珙桐群落植物中,以中等叶面积、草质、全缘、单叶为多(图 3),表明以落叶具中型叶面积的、草质、全缘、单叶的高位芽植物决定了群落外貌的特征,反应了群落生境温凉湿润的特点。

2.2 种群分析

种群分布格局是指种群个体在水平空间的配置或分布形式,反应了种群个体在水平空间上彼此间的相互关系,是由种群特征和环境条件的综合影响所决定。本文对主要树种珙桐和五裂槭进行格局测定,结果见表 2。两个种群都为集群分布。珙桐果实较大,重且光滑,往往散布于树冠下并顺坡移动一定距离;一核多室,常具 3～5 粒种子,幼苗呈簇,在珙桐林内几株珙桐簇生现象较普遍;其次,珙桐具有较强的萌蘖能力,通常萌生呈丛状。五裂槭种子飞散往往与风向有关,其散布呈现团状,林冠下幼树呈集群状生长,因此,呈集群分布。平均拥挤指数和聚块性指标五裂槭种群高于珙桐种群,即种群聚集强度比珙桐种群高。

样地内珙桐和五裂槭种群相关系数(r)为 0.4372,T 检验结果($t = 0.8751$,$t_{0.05} = 2.093$)表明两种群种间联结性呈正联结。样地中乔木第一层五裂槭大树不多,多分布于乔木下层和灌木层,需要乔木层珙桐提供蔽荫环境,反应出一个种群依赖于另一个种群的联结关系。

表 1 珙桐群落乔木层重要值

树 种	密度(株/800m^2)	相对密度%	显著度(m^2/800m^2)	相对显著度%	频度	相对频度%	重要值
珙桐(*Davidia involucrata*)	10	45.45	1.8259	66.23	0.5	31.25	142.93
五裂槭(*Acer oliverianum*)	5	22.73	0.3876	14.06	0.4	25.00	61.79
水青树(*Tetracentron sinense*)	1	4.55	0.2971	10.78	0.1	6.25	21.58
稠李(*Padus racemosa*)	1	4.55	0.0616	2.23	0.1	6.25	13.03
川榛(*Corylus heterophylla*)	1	4.55	0.0511	1.85	0.1	6.25	12.65
簇叶新木姜(*Neolitsea confertifolia*)	1	4.55	0.0426	1.55	0.1	6.25	12.35
美脉花楸(*Sorbus caloneura*)	1	4.55	0.0408	1.48	0.1	6.25	12.28
灯台树(*Cornus controversa*)	1	4.55	0.0254	0.92	0.1	6.25	11.72
始建槭(*Acer henryi*)	1	4.55	0.0249	0.90	0.1	6.25	11.70

表 2　珙桐、五裂槭种群分布格局

树　　种	S^2/X	t	$t_{0.05}$	结果	m*	m*/m
珙桐（*Davidia involucrata*）	2.10	3.39	2.09	集群	2.50	0.98
五裂槭（*Acer oliverianum*）	6.74	17.72	2.09	集群	10.09	1.97

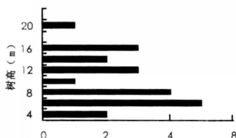


图 1　株数按树高分布图

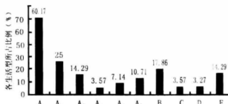


图 2　珙桐群落植物生活型谱

A.高位芽植物；A_1.大高位芽植物；A_2.中高位芽植物；A_3.小高位芽植物；A_4.矮高位芽植物；A_5.藤本植物；B.地上芽植物；C.地面芽植物；D.地下芽植物；E.一年生植物

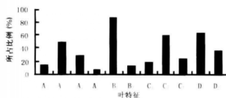


图 3　珙桐群落植物叶特征

A.叶级　A_1.大型叶；A_2.中型叶；A_3.小型叶；A_4.微型叶；B.叶型　B_1.单叶　；B_2.复叶　；C.叶质　C_1.革质叶；C_2.草质叶；C_3.薄叶；D.叶缘　D_1.全缘叶；D_2.非全缘叶

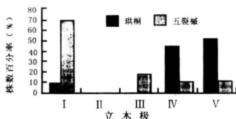


图 4　珙桐、五裂槭大小级结构图

2.3　动态分析

种群大小级结构可反映种群动态，群落中主要种群的大小级结构关系可反应群落发展变化的趋势。珙桐和五裂槭种群大小级结构见图 4。五裂槭种群Ⅰ级幼树最多、大树少，为进展种群。珙桐种群大小级呈倒金字塔型，Ⅰ级幼苗少，Ⅱ、Ⅲ级幼树缺失，Ⅳ、Ⅴ大树相对较多，为衰退种群。但不能简单判断五裂槭必将取代珙桐。导致珙桐幼树缺失的原因，一方面与珙桐种子隔年发芽的繁殖特点有关，Ⅰ级幼苗通常是当年发芽形成，但调查时可能正遇种子发芽数

低的年份，使Ⅰ级幼苗数量极少。另一方面与人们对金佛山方竹的经营活动相关。柏枝山和箐坝常绿落叶阔叶林的灌木层中有大量的金佛山方竹，因其笋具较高的经济价值，长期以来围绕育笋实施了一系列的经营措施，其中，每年的"垫林"措施对群落更新影响较大。所谓"垫林"即每年采笋前在林下砍除金佛山方竹以外的其他小树，并将其与枯枝落叶一起埋入土中，以清理林地，既有利于土壤肥力的提高，又便于采笋活动的实施。灌木层中树种贫乏已成为该保护区整个常绿落叶阔叶林的特点。只有在金佛山方竹较少的群落中，幼苗幼树较多。珙桐群落正处于"垫林"活动范围内，样地中珙桐仅有一株3年生幼树。事实上，在人为"垫林"活动较少的地段，珙桐种子更新良好。对样地附近经营活动较少地段的一株胸径为50cm的珙桐大树周围的调查表明：10m×7m范围内有12株2～3年生珙桐幼树，地径0.2～1.0cm，高度20～75cm，生长较好的幼树，第1年高生长可达39cm，第2年可达28cm。珙桐萌蘖能力强，样地内珙桐大树根部及伐桩上都有萌生条。因此推断，自然状态下珙桐通过有性和无性更新，能够完成天然更新。现有的珙桐大小级结构是人为干扰的结果，不能客观地反应珙桐本身与自然环境的关系。自然状态下，珙桐种群可能具有一个稳定的结构，停止干扰后，可以逐渐恢复种群稳定结构。

2.4 多样性分析

物种多样性是群落结构水平的独特的可测定的生物学特征。正常发展的亚热带森林内，林冠层下能容纳较高的物种多样性，这可能是亚热带森林普遍规律（彭少麟，1983），物种多样性从乔木层到灌木层垂直变化无论是在稳定或不稳定群落中都是逐步提高的，这与生态小生境的分化是同步的。但珙桐群落则相反，乔木层、灌木层Simpson多样性指数分别为4.20，1.50，均匀度分别为0.31，0.29，其根本原因是由人们对金佛山方竹经营活动，特别是"垫林"措施，人为降低了灌木层物种数、增加金佛山方竹的个体数所致。通常金佛山方竹个体数可占灌木层总株数的80%。灌木层多样性得以逐步的提高可通过停止人为活动得以实现。

STUDY ON CHARACTERISTICS OF *DAVIDIA INVOLUCRATA* COMMUNITY IN BAIQING KARST PLATFORM AREA IN GUIZHOU

Yu Lifei
(Research Center of Karst Ecological Environment, Guizhou University)

Abstract

Davidia involucrata community of Baiqing Reserve in Karst platform area in Guizhou province was studied by the routing community and population study methods. The result showed that, *Davidia involucrata* and *Acer mono* were dominant populations, their important values were 142.93 and 61.79 respectively; there was positive association between *Davidia involucrata* and *Acer mono*, and their distributes were both aggregated one but the cluster intensity of *Acer mono* was higher than that of *Davidia involucrata*. *Acer mono* belong to the stable population, but *Davidia involucrata* was degeneration population due to lacking of seedlings. Species diversity index in tree layer was higher than that in shrub layer. The reason of decreasing tree species and lacking *Davidia involucrata* seedlings in shrub layer caused by human disturbance. Therefore, the protection of *Davidia involucrata* community had to be implemented.

Key words: *Davidia involucrata* community, Characteristics, Karst platform, Guizhou

茂兰喀斯特森林水文效应初步研究*

冉景丞[1]　何师意[2]　曹建华[2]　熊志斌[1]　陈会明[1]

（1 茂兰国家级自然保护区管理局　2 中国地质科学院岩溶地质研究所）

摘要：历时一年多的连续观测表明：2000 年全年 1593.2mm 的降雨量中，有 207.4mm 被林冠截留，占 13%；有 119.1mm 为树干径流，占 7.5%；森林穿透雨为 1266.7mm，占 79.5%。枯枝落叶的最大持水率可达 235.67%，岩面苔藓的最大吸水率可达 650.35%，腐殖土的最大持水率为 64.43%，而矿质土的最大持水率仅为 45.25%，腐殖土比矿质土的持水性高 12～22 个百分点。2000 年全年非森林喀斯特地区有 46 次降雨产生地表径流，而森林区只有 14 次降雨产生地表径流。森林区的地表径流含沙量只有非森林区的 5.57‰～13.74‰。喀斯特森林具有很强的保护水土能力。

关键词：喀斯特森林　水文　水土保持

0 背　景

喀斯特环境被视为与沙漠边缘一样的脆弱生态环境。我国喀斯特分布面积占国土面积的近 1/8，主要分布于贵州、广西、云南、重庆、四川、湖南、湖北等省（市）区。由于长期受人类活动的影响，大多数喀斯特地区的森林植被已遭到严重破坏而消失殆尽，加上喀斯特地区具有岩石裸露、水文特殊、缺水少土等特点，在没有森林覆盖的喀斯特地区，尽管有丰沛的降水，但缺乏植被系统的调节，大气降水直接冲刷地面，造成水土流失。没有随地表径流流走的水分，也迅速渗入地下深层，在地势较低的地方形成漫水，造成这些地区要么干旱、缺水，要么洪涝和水土

* 国土资源部岩溶动力学开放研究实验室（9902）、国土资源部重点科技项目（2000208）、国家自然科学基金（40102028）资助。本文主要内容曾发表于《水土保持学报》，2002.16(5)。

流失、石漠化越来越严重。

有关森林水文学效应及在水土保持中的作用方面的研究很多(孙阁,1988;刘文跃,1991;李凌浩等,1997;陈步峰等,1997;黄忠良等,2000),主要是在非喀斯特森林做的研究。关于喀斯特地区植被与水土保持的研究不多(喻理飞,1997;何师意等,2001;冉景丞等,2001),特别是原生性喀斯特森林的水文效应和水土保持的研究甚少,而这些方面的研究是解释喀斯特森林生态问题和解决喀斯特生态退化地区植被恢复的基础。

1 研究地概况

茂兰喀斯特森林位于贵州省南部荔波县境内。地理位置东经 107°52′10″ ~ 108°05′40″,北纬 25°09′20″ ~ 25°20′50″。面积为 221km²,森林覆盖率达 87.3%。处于贵州高原向广西丘陵平原过渡的斜坡地带,地势西北高东南低,最高海拔 1078.6m,最低为 430m,平均海拔在 550 ~ 850m 左右,山峰与洼地相对高差在 150 ~ 300m。喀斯特地貌十分发育,形态多样。林区内地表河较少,水分主要以地下水和森林滞留水形式存在。年平均气温 15.3℃,1 月平均气温 5.2℃,7 月平均气温 23.5℃。全年降水量在 1750 ~ 1950mm 之间,集中分布在 4 ~ 10 月,年平均湿度 83%左右。岩石裸露率高达 90%,森林中土壤稀少,坡地土壤仅存于石缝、石洞中,洼地底部及峰丛鞍部平台位置土层较厚,主要为黑色石灰土和泥炭土。

研究点选在茂兰保护区南部核心部位的白鹇山,地貌为喀斯特峰丛槽谷,还有不少高位洼地。岩性为下石炭统摆佐组厚层白云岩。褶皱构造平缓,岩层倾角多小于 10°。地表土被零星,在坡地、山腰等位置土壤保存于石缝间,主要为腐殖质土和泥炭土,在洼地及垭口有达 50cm 厚的黑褐色矿质土壤。山顶基本无土,而有一层 50 ~ 80cm 厚的白云岩砂层。喀斯特槽谷、洼地等负地形成层性明显,自下而上可分三级:第一级海拔 540 ~ 580m,其峰谷高差 300 ~ 350m;第二级海拔 700 ~ 730m,与两侧锥峰高差 80 ~ 150m;第三级海拔 760 ~ 780m,低于四周锥峰 50 ~ 120m。

研究地主要森林群落类型为原生性的青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、圆果化香(*Platycarya longipes*)林。主要树种为圆果化香、云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)、朴树(*Celtis tetrandra*)、黄连木(*Pistacia chinensis*)、掌叶木(*Handeliodendron bodinieri*)、圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*)等落叶树种及青冈栎、樟叶槭(*Acer cinnamomifolium*)、腺叶山矾(*Symplocos adenopus*)、巴东荚蒾(*Viburnum henryi*)、齿叶黄皮(*Clausena dumniana*)、卫矛(*Euonymus alatus*)、海桐(*Pittosporum tobira*)等常绿种类。在锥峰、峰丛顶部,还形成小面积的喀斯特针阔混交林,针叶类主要为黄枝油杉(*Keteleeria calcarea*)、短叶黄杉(*Pseudotsuga brevifolia*)、翠柏(*Calocedrus macrolepis*)、华南五针松(*Pinus kwangtungensis*)等。林中灌木层主要为贵州悬竹(*Ampelocalamus calcareus*)及方竹(*Chimonobambusa quadrangularis*),盖度达 0.6 以上,此外,还有夜合(*Magnolia coco*)、棕竹(*Rhapis excelsa*)、湖北十大功劳(*Mahonia confusa*)等。草本层种类较少,有冷水花(*Pilea notata*)、盾蕨(*Neolepisorus ovatus*)、巢蕨(*Neottopteris nidus*)等,藤本也只有少量菝葜(*Smilax china*)、崖爬藤(*Tetrastigma abtectum*)等。

2 研究方法

2.1 冠层截留量的测定

在林窗位置安放2个集雨器测量大气降水,以其平均值为总降雨量,同时记录降雨初始时间、降雨结束时间及降雨强度。在不同郁闭度的两块样地中各设置5个集雨器测量森林穿透水。各选择4棵有代表性的标准木(样地的主要树种各选一棵,胸径15~65cm),把圆形集水槽镶嵌在树干基部的四周,用导管将收集到的水导流到玻璃容器内进行测量,按每棵树的树冠投影面积换算成单位面积的树干径流量,以平均值作为树干径流量。用总降雨量减去穿透雨量和树干径流量得到林冠截留量;用林冠截留量除以降水量得到林冠截留率。

2.2 地被物及土壤持水力及吸水性测定

降雨后在样地内选择两个样点,每天各取表面枯枝落叶、10cm深腐殖质土、20cm深腐殖质土、20cm深矿质土称重,然后让其自然风干至恒重后再称重,丢失水分重量与风干土壤重量之比为自然持水率。将充分回湿的样品称重后,再80℃烘干2小时称重测定最大吸水率。

2.3 地表径流及其含沙量测定

在样地内设置小型径流场进行径流与渗漏水测量。径流场集水面积2m×2m,坡度30°,坡向北西西,四周用隔水材料截流,下方安装一个接水槽,槽上用塑料薄膜覆盖以免外源水进入。地表径流由接水槽引入桶中,用量筒测量,所得体积除以径流场面积($4m^2$),即得到单位面积的径流量。在雨后取地表径流1 000mL,过滤测定杂质含量及类型。

3 研究结果

3.1 喀斯特森林林冠对大气降水的截留

喀斯特森林区大气降水被林冠部分截留后再通过穿透雨和树干径流等形式到达地面,减缓了雨水对土地的直接侵蚀作用。2000年茂兰喀斯特森林区白鹇山总降雨量1593.2mm,其中207.4mm被林冠截留,占13%;有119.1mm为树干径流,占7.5%;森林穿透雨为1266.7mm,占79.5%。降水的季节分配极不均匀,主要集中在4~10月份(图1),林冠截留量也与降雨量趋

势相一致,但由于4~10月份的降雨强度大,每次的降雨量大,林冠截留率的月份分配明显有别于截留量(图2),夏秋季截留率低说明降雨集中,雨量大;冬春季截留率高说明降雨量小且分散。元月份截留率低的原因主要是有较多的森林凝集水从树冠掉落,但没有大气降水。

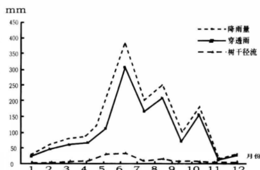


图1 茂兰喀斯特林区大气降水、穿透雨及树干径流的季节分配(白鹇山)

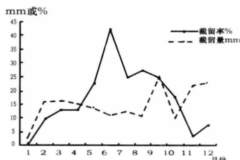


图2 茂兰喀斯特森林林冠对大气降水截留率的月变化

据国内有关研究,武夷山甜槠林的冠层截留率为18.54%(李凌浩等,1997),滇中常绿阔叶林为18.2%(刘文跃,1991),鼎湖山季风常绿阔叶林(成林)为27.6%(黄忠良等,2000),海南山地雨林、福建赤枝栲林、华北山杨林、云南松林分别为36.5%,27.83%,15.58%和13.4%。可见茂兰喀斯特森林林冠截留率比其他阔叶林低,而与云南松林相似。

喀斯特森林代谢过程中,枯枝落叶、花、果、树皮及枯死的树木以凋落物形式回到地面,逐渐分解变成泥炭或腐殖质,它不仅阻滞了降水到达地面后的水平移动,减缓了地面径流的发生,降低了雨水溅击地面的冲力,这些半分解物还充填了岩石表面的缝隙和孔隙,降低了降水的直接下渗速度,为形成喀斯特森林独特的水文二元结构奠定了基础。更重要的是这些凋落物和半分解物具有很强的持水能力。2000年6月经过一场57mm(6小时)大雨后,地被物充分吸水至饱和,枯枝落叶的持水率可达235.67%,天气晴朗后第二天的持水率还基本处于饱和状态,第三天开始较快失水,第四天后失水的速度明显降低,第八天持水率才降至30.3%(图3)。水分丢失率为87.1%。

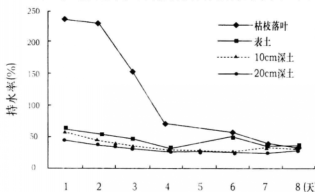


图3 茂兰喀斯特森林中地被物和土壤持水率的变化动态

由于喀斯特森林地面阴湿,在裸岩表面及树干上多着生着以地衣、藻类和苔藓等为代表的低等植物,具有增加岩面(或树干表面)持水量和延长水分停留时间的作用。通过测试,在茂兰喀斯特森林中岩面上随机采集的苔藓样品的自然持水率(通过80℃恒温烘烤2小时,丢失水分重量占干重的百分比)为283.67%,将样品充分回湿测最大持水率,为650.35%,可见苔藓对水分具有重要的调节和储存作用。曹建华等,(1995)的研究也表明:从饱和吸水状态经蒸发失水至恒

重,藻类生物岩样失水量是相应岩石的16.3倍,时间也延长了48%,主动吸水时,吸水量是相应岩石的2.6倍,时间也延长57%,而持水量为相应岩石的17.6倍。对于苔藓生物岩样,失水量是相应岩石的82.2倍,时间是相应岩石的7.2倍;主动吸水时,吸水量是相应岩石的9.1倍,持水量为相应岩石的58.2倍(曹建华等,1995)。

3.2 森林土壤的持水性

茂兰喀斯特森林区土壤稀少,分布不成片,主要分布于石沟、石缝中,土壤主要为由森林凋落物分解形成的腐殖土和矿质土,腐殖土比矿质土的持水性高12%~22%,丢失水的速率基本相似,由于都处于被地被物覆盖状态,自然失水较慢且均匀,通过8天时间其持水率仅分别从64.43%,58.7%,45.25%降至35.5%,24.4%,29.15%,丢失率分别为44.9%,58.4%,35.6%。

3.3 喀斯特森林地表径流的含沙量

表1 不同生境水样含沙量对比

取样点	环境情况	含沙量(kg/m³)
白鹇山径流场	原生森林	0.0105
白鹇山垭口沼泽	原生森林	0.0102
白鹇山坡地1号泉	原生森林	0.0047
白鹇山1号洼地	原生森林	0.0116
白鹇山甲乙槽谷	周边为森林的农耕地	0.3435
板寨河头水口	甲乙谷地总汇水出口	0.3477
洞腮河	森林、草坡汇水	0.0104
茂兰河	农地、农田、草坡汇水	0.8443
拉桥1号泉	森林、灌丛汇水下降泉	0.0057
董歹地下河入口	经过农田的拉桥水	0.3578
尧兰	经过农田的董歹水	0.4926

茂兰喀斯特森林区由于有茂密的森林植被,形成地表径流的机会不多。通过2000年的全年观测,仅有14场降雨有地表径流产生。而在非森林地带只要有15mm的降水量就会形成地表径流,全年有46场雨形成地表径流,地表径流量是森林区的3.15倍。在经过一场57mm的降雨后,分别就无森林植被覆盖(草坡和农地)的茂兰和原生森林覆盖的白鹇山的观测点做了对比观测,从表1可以看出,同样的一场雨,有森林覆盖的地区汇集的地表径流的含沙量低,特别是森林区的滞留泉含沙量更低,森林区的含沙量只有非森林区的5.57‰~13.74‰,可见喀斯特森林具有极好的保持水土功能。

4 结　　语

喀斯特森林生态系统通过其植被、地被物和土壤各层的拦截、吸收和保持，泥炭阻塞岩石孔隙形成森林沼泽贮水等，减少了大气降水的直接流失，降低了地表径流量和流动速率，促进了水分的小循环，削弱了河川洪峰流量和延迟了洪峰到来的时间，增加了枯水期地表水的流量，从而减少了自然灾害，减少了水土流失。喀斯特地区石漠化的原因就是植被的消失，因此，保护喀斯特植被是喀斯特地区生态治理的必由之路，应引起各级政府和各界人士的高度重视。现存的喀斯特森林已相当稀少，这些森林的存在不仅使当地水土得到保持，生态环境得到改善，更重要的是这些森林是广大喀斯特生态退化地区生态治理的模本，是天然的实验室。但是，由于社会、经济、文化等原因，残存下来的喀斯特森林还在遭受来自各方面的损害，生活于喀斯特森林区的群众为了生存，不得不向喀斯特森林无休止地索取，造成新的破坏。在此呼吁全世界都来关注喀斯特森林的保护，关注生活于喀斯特森林区的社区的良性发展，让广大喀斯特地区重披绿装，处处是绿水青山，不再因水土流失、泥石流、洪涝、干旱缺水而生活下降，背井离乡。

致谢：在野外工作中得到了林玉石、张美良、余登利、谭成江、邓碧林、张从贵、覃怀珠、韦佳能、姚忠良、吴金堂、韦继标等同志的支持，玉屏同志帮助部分数据处理，在此特别致谢。

STUDY ON HYDROLOGICAL BENEFIT OF KARST FOREST IN MAOLAN

Ran Jingcheng[1]　He Shiyi[2]　Cao Jianhua[2]　Xiong Zhibin[1]　Chen Huiming[1]
1Management Bureau of Maolan National Nature Reserve
2 Institute of Karst Geology, CAGS & Karst Dynamics Laboratory

Abstract

A continuously measured data shows that 13 percent (207.4mm) of the total rainfall (1593.2mm) is intercepted by forest leaf layer, 7.5 percent (119.1mm) is transformed into trunk flow and the rainfall under forest is 1266.7mm (79.5%). Moreover, the data also indicated that the maximun water holding capacity of litters was 235.6%, the maximum water absorbing ability of lichen living on rock surface, was 650.35%, and 64.4% and 45.3% respectively to humus soil and calcium soil. Observed data also indicated that surface flow was easier to appear in non-Karst than in Karst forest area under the same amount of rainfall. And The sand and mud content of surface flow in Karst forest area is only accounted for 5.57‰ ~ 13.74‰ of the non-Karst area. Therefore, the Karst forest has a strong function of controlling soil erosion.

Key words: Karst forest, Hydrology, Water and soil preservation

亚热带喀斯特森林土壤 CO_2 浓度与排放量动态初步研究*

冉景丞[1] 何师意[2] 曹建华[2] 陈会明[1] 熊志斌[1] 韦玉喜[3] 谭成江[1] 余登利[1]

(1 茂兰国家级自然保护区管理局 2 国土资源部岩溶动力学开放研究实验室 3 荔波县林业局)

摘要：本文利用 GASTEC-CO_2 测试仪及碱吸收法测定了茂兰喀斯特森林土壤 20cm 及 50cm 深处的 CO_2 浓度及土壤 CO_2 排放量在不同季节的昼夜变化情况，探讨了该区不同季节土壤 CO_2 浓度及土壤 CO_2 排放量变化规律。结果表明茂兰喀斯特森林土壤中 CO_2 浓度及排放量与气候变化相一致，冬春季森林土壤中 CO_2 浓度较低，排放量较小，夏秋季土壤中 CO_2 浓度高，排放量大。春季（2 月份）20cm 土中 CO_2 浓度为 $3000 \times 10^{-6} \sim 4500 \times 10^{-6}$（日均 3833×10^{-6}），50cm 土中为 $6900 \times 10^{-6} \sim 11000 \times 10^{-6}$（日均 8833×10^{-6}）；夏季（5 月份）20cm 土中 CO_2 浓度为 $18000 \times 10^{-6} \sim 34000 \times 10^{-6}$（日均 24417×10^{-6}），50cm 为 $18000 \times 10^{-6} \sim 48000 \times 10^{-6}$（日均 28800×10^{-6}）；秋季（8 月底 9 月初）20cm 土中为 $22000 \times 10^{-6} \sim 54000 \times 10^{-6}$（日均 33000×10^{-6}），50cm 为 $34000 \times 10^{-6} \sim 45000 \times 10^{-6}$（日均 38571×10^{-6}）；冬季（11 月底）20cm 为 $5000 \times 10^{-6} \sim 10000 \times 10^{-6}$（日均 6957×10^{-6}），50cm 为 $8800 \sim 27500 \times 10^{-6}$（日均 16114×10^{-6}）。秋季的昼夜变化最为明显，且规律性最强，20cm 土中 CO_2 浓度变化与昼夜间气温变化曲线一致，呈余弦曲线变化，50cm 土中 CO_2 浓度呈正弦曲线变化，最高及最低两个峰值相差 6 小时，即 50cm 处的变化比 20cm 处的变化滞后 6 小时。冬春季 50cm 土中 CO_2 浓度明显比 20cm 处高，50cm 处是 20cm 处的 2.3 倍，且 50cm 处的昼夜变化比 20cm 处的明显。夏秋季 50cm 土中 CO_2 浓度略高，是 20cm 土中 CO_2 浓度的 1.2 倍。春季 CO_2 的排放量日均为 $65.5277 mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$，夏季为 $281.7385 mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$，秋季为 $339.6792 mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$，冬季为 $206.5868 mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$。年均排放量为 $1.9568 kg \cdot m^{-2} \cdot yr^{-1}$。排放量

* 国土资源部岩溶动力学开放研究实验室(9902)、国土资源部重点科技项目(2000208)、国家自然科学基金(40102028)资助。

的昼夜变化明显,春季 14 点到 18 点排放量最大,18 点至 22 点最小;秋季则为 19 点至 23 点排放量最大,3 点至 7 点最小。春夏季白天排放量大于夜间排放量,秋冬季则夜间排放量大于白天排放量。

关键词:CO_2 排放量　CO_2 浓度　亚热带喀斯特森林　茂兰　土壤　碳循环

森林植物在生长过程中通过光合作用固定大气中的 CO_2,通过呼吸作用向大气释放 CO_2。枯死的植物体及活体植物的枯枝落叶从植物体掉落到地面上,被多种地面动物和土壤动物取食,磨成碎片,土壤微生物分解有机质,产生 CO_2,土壤动物和植物根呼吸释放 CO_2,使土壤 CO_2 浓度升高,并向大气排放 CO_2,这一过程称为土壤呼吸。土壤呼吸的 CO_2 释放是土壤对大气 CO_2 源效应的主要途径。其中一部分 C 则以有机质(如泥炭、纤维素、糖类、脂类)形式被储存在土壤中,土壤是地球大气的一个重要碳汇。特别是森林土壤中的 C 占全球土壤有机碳的 73%,在全球碳平衡中具有重要地位(吴仲民等,1997)。碳循环研究也表明,未知汇可能是陆地生态系统,即陆地植物和土壤(Tans PP. Fung I Y 等,1990)。土壤碳库因库量大而移动性强,其对环境的动态响应可能在全球变化背景下发生强度和方向的改变。阐明土壤碳库在不同生态系统中的动态变化及其环境效应,土壤碳固存的机制和途径,对于缓解陆地系统碳汇饱和,延缓和迟滞全球变化的速率和规模具有重要而急迫的意义(潘根兴等,2000)。

国内外对森林和非森林土壤有机碳储量及土壤有机碳的释放进行过不少研究,并讨论了 CO_2 排放与全球气候变化、岩溶作用及植物生理效应之间的关系(吴仲民等,1997; Tans PP. Fung I Y 等,1990; 潘根兴等,2000; 何师意等,1997; 刘其汉等,1987; Houghton R. A. 等,1983; SandsR. Physical, 1983)。喀斯特森林作为生态系统中的一个非常重要的类型,其土壤有机 C 储量和土壤 CO_2 排放量不仅关系到森林生长、大气 CO_2 浓度变化,还直接影响到喀斯特森林区的岩溶作用与碳循环过程。有关茂兰喀斯特森林区土壤 CO_2 浓度与表层岩溶带泉水 HCO_3^- 浓度的相关关系曾有人做过研究(李彬等,1996),而对森林土壤向大气排放 CO_2 量及土壤空气中 CO_2 浓度的动态研究,尚未见报道。本文是笔者在得到国土资源部岩溶动力学开放研究实验室资助,作为国际地质对比计划项目 IGCP379"岩溶作用与碳循环"的研究内容之一,在茂兰自然保护区做的部分研究结果。

1　研究地概况

研究点在茂兰自然保护区核心部位的白鹇山观测站垭口处,远离污染源,人为活动稀少,受外界干扰少,森林植被保存完好。详见《茂兰喀斯特森林水文效应初步研究》一文。

2 研究方法

2.1 林地土壤中 CO_2 浓度测定

用日本产 GASTEC-CO_2 仪在野外就地测试，即用直径 1.2cm 的钢钎打入土壤 20cm，50cm 两种深度，取出钢钎后迅速将安装好测试管的胶管探头伸至孔底，并迅速封住孔口。胶管另一端连接到抽气泵上，抽取 100mL 土壤空气，待反应 2～3 分钟后取出，即可以检测试剂(C_2H_4)变紫的刻度读取 CO_2 浓度。

2.2 林地土壤 CO_2 排放量测定

土壤 CO_2 排放量用吸收阱法测定，即选择一块较平整的地方，清除地面较大的枯枝，剪除地面上的草本(不能拔除，以免松动土壤，影响测定结果)，置一三角架于地上，将加有 25mL 浓度约为 1N 的 NaOH 溶液的广口瓶(瓶口直径 7cm，高 15cm)放在三角架上，用一直径 25cm，高 30cm 的无盖金属桶，倒置罩住广口瓶，并插入土表(入土深度视土质而定，一般 2～5cm)，待一定时间(4 小时)后，打开桶，把过量的饱和 $BaCl_2$ 溶液(浓度约为 3N)加入广口瓶中，滴上几滴酚酞指示剂，用浓度约为 1N 的 HCl 溶液滴定剩余 NaOH，记录所用 HCl 量(mL)。用同样方法设置一对照组，即用玻璃替代地面，并用硅润滑脂气密封。将得到的两组数据(对照组和测试组)代入下式，即可得到某一时段土壤排放 CO_2 量：

$$W_{CO_2}(mg) = (B - V)NE$$

式中，B 为滴定对照组瓶中 NaOH 至终点时所需的 HCl 溶液量(mL)；

V 为滴定测试组瓶中 NaOH 至终点时所需的 HCl 溶液量(mL)；

N 为通过标定得到的 HCl 溶液的准确当量浓度；

E 为当量，即 CO_2 的当量为 22。

最后将得到的结果转换为每小时每平方米 CO_2 排放量($mg.m^{-2}.h^{-1}$)。

3 研 究 结 果

3.1 森林土壤中 CO_2 浓度及动态变化

森林土壤从森林凋落物(包括地上凋落物和根系凋落物)中得到大量的有机碳，同时又通过微生物的分解、土壤动物和根系的呼吸向大气排放 CO_2。特别是根的呼吸作用，因为在森林地区根呼吸是土壤 CO_2 的主要贡献者(郑乐平，1998)。

从表1可以看出，森林土壤 CO_2 浓度有明显的季节变化，1~5月、11~12月土壤中 CO_2 浓度都较低，20cm 土中仅为 $2\,000 \times 10^{-6} \sim 21\,000 \times 10^{-6}$，50cm 土中为 $5\,000 \times 10^{-6} \sim 24\,000 \times 10^{-6}$；6~10月土壤中 CO_2 浓度相对较高，20cm 土中为 $30\,000 \times 10^{-6} \sim 55\,000 \times 10^{-6}$，50cm 土中为 $34\,000 \times 10^{-6} \sim 56\,000 \times 10^{-6}$。最低 CO_2 浓度出现在平均气温最低的1月，20cm 土中为 $2\,000 \times 10^{-6}$，50cm 为 $5\,000 \times 10^{-6}$。最高 CO_2 浓度出现在平均气温最高的7月，20cm 土中为 $55\,000 \times 10^{-6}$，50cm 土中为 $56\,000 \times 10^{-6}$。说明土壤中 CO_2 浓度动态与月均气温动态一致。与夏季植物生长活跃，根系呼吸作用最强，土壤动物和土壤微生物活动(活性)最强烈，冬季植物几乎停止生长，土壤动物和土壤微生物处于休眠状态相吻合。有研究表明，植物生长加快，会引起暗呼吸速率提高(蒋高明，1997)，表明植物生长加快时释放的 CO_2 量也会增加。

表1　森林土壤中 CO_2 浓度的年内动态

测定日期	测定时间	CO_2 浓度($\times 10^{-6}$)		测点气温(℃)	月均温*(℃)	备注
		20cm 土中	50cm 土中			
1997.12.9.	15:15	21000	24000	10.8	10.5	
1998.1.5.	17:00	2000	5000	7.1	7.9	
1998.2.19.	16:00	3200	6900	8.0	11.0	
1998.3.7.	14:00	3600	7500	13.0	13.6	
1998.4.30.	12:40	20000	10000	20.0	21.4	
1998.5.16.	15:50	18000	18000	19.3	23.1	
1998.6.29.	11:45	36500		22.6	25.6	50cm 浸水
1998.7.25.	17:30	55000	56000	22.6	26.5	
1998.8.31.	19:00	54000	34000	19.8	26.8	
1998.9.28.	11:14	30000	35000	22.0	24.0	
1998.10.24.	12:15	31000	39000	20.5	20.7	
1998.11.25.	14:40	8000	18500	21.1	16.4	

* 该月均温采用荔波县气象局资料。

土壤中 CO_2 浓度与土壤不同深度有关(表2)。冬春季节50cm 土中 CO_2 浓度明显高于20cm，2月份(春季)20cm 土中日平均 CO_2 浓度为 3833×10^{-6}，50cm 土中为 8833×10^{-6}；11月份(冬季)20cm 土中日平均 CO_2 浓度为 6957×10^{-6}，50cm 土中为 16114×10^{-6}。土壤中 CO_2 浓度的昼夜变化表明：冬春季50cm 土中 CO_2 浓度的昼夜变化比20cm 处明显，2月份20cm 土中 CO_2 浓度的昼夜变幅为 1500×10^{-6}，50cm 土中为 4100×10^{-6}；11月份20cm 土中 CO_2 浓度昼夜变幅为 5000×10^{-6}，50cm 土中为 18700×10^{-6}。夏季表现为16点至次日凌晨4点，50cm 土中 CO_2 浓度高于20cm 处，而4点至16点50cm 土中 CO_2 浓度与20cm 处相差不多。秋季则表现为极有规律的周期性变化，即从0点到次日0点，20cm 土中 CO_2 浓度呈余弦曲线变化(0~6点逐渐降低，6~18点逐渐升高，18~0点逐渐降低)，50cm 土中 CO_2 浓度呈正弦曲线变化(0~6点逐渐升高，6~18点逐渐降低，18~0点逐渐升高)。20cm 土中 CO_2 浓度的变化曲线与气温变化

曲线一致，而 50cm 土中 CO_2 浓度变化曲线比气温及 20cm 处变化曲线滞后 6 小时。冬春季 50cm 土中 CO_2 日平均浓度是 20cm 土中的 2.3 倍，而夏秋季 50cm 土中 CO_2 日平均浓度是 20cm 土中的 1.2 倍。

表 2　各季节森林土壤中 CO_2 浓度的昼夜动态

季节	观测日期	测定时间	CO_2 浓度($\times 10^{-6}$)		测点气温	备　注
			20cm 土中	50cm 土中	(℃)	
春	1998.2.19.	11:10	3000	7500	7.6	天气阴～晴，近 10 天未下雨，地面干燥
		16:00	3200	6900		
		22:10	4500	9600	8.0	
	1998.2.20.	0:50	4300	8500	8.0	
		7:30	4000	11000	8.0	
		10:00	4000	9500	6.7	
夏	1998.5.16.	15:50	18000	18000	19.3	阴～晴，5 月 15～16 日降雨，16 日 11 时雨停，降雨量约 20.5mm
		20:10	19000	21000	17.4	
		0:30	31000	48000	15.6	
	1998.5.17.	4:30	34000	26000	15.0	
		8:30	25000	31000		
		13:20	19500			
秋	1998.8.31.	14:20	34000	38000	24.8	晴，8 月 28～29 日降雨，29 日 17 点雨停，降雨量 68mm
		19:00	54000	34000	19.8	
		23:40	36000	40000	16.9	
	1998.9.1.	3:20	29000	44000	17.2	
		7:30	22000	45000	16.9	
		11:20	22000	34000	23.4	
		15:00	34000	35000	26.0	
冬	1998.11.25.	7:30	10000	27500	11.0	阴～晴，一星期未下雨，地面干燥
		10:40	7500	13500	14.1	
		14:40	8000	18500	21.1	
		18:45	5000	17000	12.5	
		23:00	6500	17500	12.0	
	1998.11.26.	3:00	6500	10000	9.7	
		7:00	5200	8800	11.0	

3.2　森林土壤 CO_2 排放量的动态变化

土壤呼吸作为生态系统碳循环的一个重要组成部分，往往作为土壤生物活性和土壤肥力乃至透气性的指标受到重视，同时作为土壤碳库的惟一输出途径和大气 CO_2 重要的汇，在全球碳循环研究中有重要意义。影响土壤呼吸的因素很多，包括纬度、海拔、土壤生物的活性、土壤有机质含量和来源、植被情况、土壤温度、土壤含水率、土地利用方式、土壤物理性质、土壤化学

成分、pH 值、排灌条件、施肥、风速等(刘绍辉等,1997)。但对同一地点来说,影响因素主要是气温和土壤水分、土壤生物的活性(包括土壤微生物活性、植物根的活性、土壤动物的活性)等,土壤生物的活性随季节变化而变化,受土壤水分和温度控制。

表 3　各季节森林土壤 CO_2 排放量昼夜动态

季节	观测日期	观测时间(段)	实测排放量(mg)	平均排放速率($mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$)	备注
春	1998.2.19.	10:10~14:10	10.6480	54.2298	天气阴~晴,近 10 天未下雨,地面干燥
		14:10~18:10	18.6340	94.9022	
		18:10~22:10	5.3240	27.1149	
		22:10~2:10	14.6410	74.5660	
	1998.2.20.	2:10~6:10	13.3100	67.7873	
		6:10~10:10	14.6410	74.5660	
夏	1998.5.16.	14:00~18:00	25.0727	127.6942	阴~晴,5 月 15~16 日降雨,16 日 11 时雨停,降雨量约 20.5mm
		18:00~22:00	25.0728	127.6947	
		22:00~2:00	44.5737	227.0120	
		2:00~6:00	64.0748	326.3303	
	1998.5.17.	6:00~10:00	66.8607	340.5187	
		10:00~14:00	97.5051	496.5894	
		14:00~18:00	64.0748	326.3303	
秋	1998.8.31.	11:00~15:00	16.2967	82.9984	晴,8 月 28~29 日降雨,29 日 17 点雨停,降雨量 68mm
		13:00~19:00	112.1758	571.3067	
		19:00~23:00	119.5998	609.1168	
		23:00~3:00	58.8493	299.7170	
	1998.9.1.	3:00~7:00	0	0	
		7:00~11:00	16.2967	82.9984	
		11:00~15:00	35.3096	179.8303	
		15:00~19:00	112.7190	574.0732	
		19:00~23:00	129.0157	657.0716	
冬	1998.11.25.	7:00~11:00	14.0422	71.5163	阴~晴,一星期未下雨,地面干燥
		11:00~15:00	21.0632	107.2740	
		15:00~19:00	14.0422	71.5163	
		19:00~23:00	46.8072	238.3871	
	1998.11.26.	23:00~3:00	30.4246	154.9512	
		3:00~7:00	117.0000	595.8761	

各季节土壤 CO_2 排放量及昼夜动态见表 3。从表 3 可以看出,春季(2 月份)土壤 CO_2 排放量最小,平均为 65.5 277 $mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$,秋季(8~9 月份)排放量最大,平均为 339.6 792 $mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$,夏季(5 月份)平均为 281.7 385 $mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$,冬季(11 月份)平均为 206.5 868$mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$。各季的排放量都有较明显的昼夜变化,春季表现为 14 点到 18 点排放量最高(94.9 022 $mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$),而 18 点至 22 点排放量最小(27.1 149$mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$)。秋季则表现为 19 点至 23 点排放量最大(657.0 716 $mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$),3 点至 7 点最小,基本上测不到排放量。在秋季,同时还可以看出排放量高时 20cm 土中 CO_2 浓度处于平均值之上,而排放量小时 20cm 土中 CO_2 浓度处于平均值之下。春夏季白天排放量比夜间大,2 月份白天(6~18 点)平均为 74.566 $mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$,夜间(18~6 点)

为56.4 894 mg·m^{-2}·h^{-1},5月份白天(6~18点)平均为387.8 128 mg·m^{-2}·h^{-1},夜间(18~6点)为227.0 123 mg·m^{-2}·h^{-1}。秋冬季夜间排放量比白天大,秋季(8月底9月初)白天(7~19点)平均为278.9 673 mg·m^{-2}·h^{-1},夜间(19~7点)为302.9 446 mg·m^{-2}·h^{-1},冬季(11月底)白天(7~19点)平均为83.4 355 mg·m^{-2}·h^{-1},夜间(19~7点)为329.7 381 mg·m^{-2}·h^{-1}。秋季CO_2排放量的昼夜变化相对于温度的变化具有明显的滞后性,滞后时间在4小时左右。

将春夏秋冬四季的排放速率按算术平均计算,白鹇山森林土壤年平均排放速率为223.3 831 mg·m^{-2}·h^{-1},即每年的排放量为1.9 568kg·m^{-2}。

4 讨 论

4.1 关于土壤CO_2浓度的年内动态,有人在茂兰自然保护区和其他地区做过研究。潘根兴等在桂林丫吉村岩溶水文地质试验场(土壤主要是灰褐、黄褐色砂质黏土,局部地点有褐色石灰土及腐殖质层分布,植被主要为灌丛和灌草丛)做的观测结果为:6~9月土壤CO_2浓度高,最高值为57 000×10^{-6},10~12月、1~5月土壤CO_2浓度相对较低,均不超过20 000×10^{-6},最低值仅为3 000×10^{-6}(何帅意等,1997)。与本文观测结果基本一致。据李彬等1993年至1994年在茂兰自然保护区的旺牌山做的观测,土壤中CO_2浓度的年内动态变化趋势与本文在白鹇山观测的结果差不多,但其20cm,50cm土中CO_2浓度最高值在9~10月之间,且都不到10 000×10^{-6}(李彬等,1996)。白鹇山距旺牌山直线距离仅15km,纬度、海拔相当,所选观测点都为垭口泉点附近,土壤及植被条件基本相同,产生这些差异的原因是外界因素(岩溶条件、人为活动影响等)还是土壤的异质性,抑或测定误差,有待进一步研究。

4.2 土壤中不同深度的CO_2浓度不同,不同学者得出相似的结果。其原因,有的认为是土壤浅部向大气扩散CO_2较强(刘再华,1992)。有的认为是0~20cm深度的土层比较干燥,不利于土壤微生物活动。而深层土壤湿度增大,土壤微生物活动量增加,CO_2浓度升高,从而形成了土壤—大气方向的浓度梯度。在气温较低的12月至2月,因为土壤表层干燥且土温较低,土壤微生物向土壤剖面下部迁移,致使剖面上部CO_2浓度降低,同时,由于水分减少及气温下降,下部碳酸盐岩的溶蚀作用减弱,对土壤CO_2的吸收强度减弱,因而土壤剖面下部CO_2浓度呈上升趋势(徐胜友等,1996)。笔者认为,除以上几种因素外,还有一个重要因素是植物的根系分布50cm土中比20cm土中多得多,而在森林土壤中CO_2的主要来源是植物根的暗呼吸作用,因此50cm土中CO_2浓度比20cm土中高,这一点在冬春季表现更明显,也是冬春季50cm土中CO_2浓度的昼夜变化比20cm土中大的原因。

4.3 关于土壤CO_2浓度及其变化和土壤CO_2排放量的测定结果颇不一致,与研究地点、对象不同,自然条件、人为活动影响不同以及测定手段、方法不同等密切相关。在统一方法和规范的基础上,开展多点研究、分析、比较测定结果,将会得出符合实际的客观结论,这是今后要努力做到的。

致谢:国土资源部岩溶动力学开放研究实验室林玉石、张美良同志,贵州茂兰国家级自然

保护区管理局熊志斌、陈会明、余登利、邓碧林、张从贵同志,以及白鹇山观测站的韦家能、覃怀珠同志参与部分野外工作,在此一并致谢。

PRELIMINARY STUDY ON THE DYNAMICS OF CO_2 CONSISTENCE AND TRANSFER IN SUBTROPICAL KARST FOREST SOIL

Ran Jingchen[1] He Shiyi[2] Cao Jianhua[2] Chen Huiming[1]
Xiong Zhibin[1] Wei Yuju[3] Tan Chengjiang[1] Yu Dengli[1]
(1 Management Bureau of Maolan National Nature Reserve 2 Karst Dynamic Laboratory, Ministry of Land and Resources; 3 Forestry Department of Libo county)

Abstract

By using GASTEC-CO_2 matter and absorb trap way, the CO_2 content and trends of CO_2 release in subtropical forest soil were studied. The results showed that, CO_2 content and release in soil changed with the seasons, with low concentration and release in winter and spring, but higher in summer and autumn. Moreover, CO_2 content in 20cm under soil was sometime higher than that in the 50cm under soil. The seasonal change of CO_2 in the section with 20cm(50cm) under soil was in the order from high to low: autumn with 33000×10^{-6}(38571×10^{-6}), summer with 24417×10^{-6}(28800×10^{-6}), winter with 6957×10^{-6}(16114×10^{-6}), spring with 3833×10^{-6}(8833×10^{-6}). The change tendency of CO_2 content in 20cm and 50cm under soil kept positive correlation with temperatures but a 6 hours time-lag existed between 20cm and 50 cm . The rate of CO_2 emission from soil was 339.68mg $\cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ in the autumn, 281.74 mg $\cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ in the summer, 206.59 mg $\cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ in the winter ,65.53mg $\cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ in the spring. Annual emission from soil in the forest was 1.96 kg $\cdot m^{-2} \cdot y^{-1}$ The highest point of CO_2 release was in from 14 to 18 o'clock, and lowest point in from 18 to 22 o'clock in spring, but highest point from 19 to 23 o'clock, and lowest point from 3 to 7 o'clock in autumn. The day release more then night in spring and summer, and in autumn and winter is reverse.

Key words: CO_2 release, CO_2 content, Karst forest, Maolan, CO_2 cycle

喀斯特森林树种营养成分分析初报*

朱　军

（贵州省林业规划设计院）

摘要：用规范的方法测定了喀斯特森林 18 个常见树种的叶、枝、茎的 N、P、K、Ca、Mg 及粗灰分含量。分别常绿树种和落叶树种，叶、枝、茎各构件的营养成分含量变化及其高低排序进行了分析。按叶片 Ca 含量高低进行了归类并与其他作者对喜钙类型划分做了比较。对各营养成分含量进行了相关分析，叶片 Ca、Mg 含量及其与叶片粗灰分含量之间呈紧密正相关，Ca 与 N，Ca 与 K，N 与 K 含量之间无相关。

关键词：喀斯特树种　营养成分　类型　相关分析

对喀斯特森林优势树种营养成分的分析，旨在了解这些树种对主要营养元素的吸收、积累、分配特点，比较它们的异同，以进一步了解喀斯特森林树种的营养特性，为人工造林的树种选择，林木施肥提供依据，也为喀斯特森林生态系统的物质循环，森林自肥能力维持等研究及可持续经营提供基础数据，具有较大的理论和现实意义。国内外在植物营养成分分析，森林生态系统的养分循环，乃至林木施肥等方面的研究历时较长，报道较多，但在喀斯特森林方面的相应研究甚少（侯学煜，1982；周运超，1997）。研究共采集分析了包括植物、枯落物和土壤样品共 98 份，本文是对喀斯特森林主要树种营养成分分析的报道。

1　材料和方法

分析材料极大部分采自茂兰喀斯特森林，少量采自修文次生喀斯特灌丛。本文分析的共 18 个种，即翅荚香槐（*Cladrastis platycarpa*），多脉榆（*Ulmus castaneifolia*），朴（*Celtis tetrandra*），圆果化香（*Platycarya longipes*），麻栎（*Quercus acutissima*），清香木（*Pistacia weinmannifolia*），柿（*Diospyros*

* 祝小科、李援越、龙翠玲、张萍、赵云龙、陈代勇参加了分析工作，特此致谢。

kaki),圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*),云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*),掌叶木(*Handeliodendronbodinieri*),菱叶海桐(*Pittosporum truncatum*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*),球核荚蒾(*Viburnum propinquum*),湖北十大功劳(*Mahonia confusa*),香港四照花(*Dendrobenthamia hongkongensis*),香叶树(*Lindera communis*),樟叶槭(*Acer cinnamomifolium*),椤木石楠(*Photinia davidsoniae*)。干灰化法测定植物粗灰分,开氏法测定全 N,钼锑抗比色法测定 P、火焰光度法测定 K、EDTA 络合滴定法测 Ca、Mg。

2 结 果

2.1 一般特点

测定结果的汇总见表 1。表 1 列出了 18 个树种叶、枝、茎的粗灰分、N、P、K、Ca、Mg 各营养元素的含量。统计表明粗灰分含量,叶、枝、茎分别平均为 9.457%、6.472%和 3.705%。最高值分别为 17.101%、10.138%和 7.931%,最低值分别为 5.174%,4.059%和 1.360%,极差分别为 11.927,6.079 和 6.571 个百分点,说明种间有较大的差异。全 N 含量叶、枝、茎分别平均为 1.3 022%,0.7 374%和 0.3 668%,最高值分别为 2.1 758%,1.0 222%和 0.7 682%,最低值分别为 0.7 872%,0.5 521%和 0.2 136%,极差分别为 1.3 886,0.4 701,0.5 546 个百分点。Ca 含量叶、枝、茎分别平均为 3.043%,1.9 096%和 1.4 615%,最高值分别为 6.581%,3.418%和 5.379%,最低值分别为 1.531%,0.767%和 0.482%,极差分别为 5.05,2.651,4.897 个百分点。Mg 含量叶、枝、茎分别平均为 1.030%,0.4 383%,0.3 241%,最高值分别为 3.681%,0.871%和 0.522%,最低值分别为 0.256%,0.196%和 0.171%,极差分别为 3.425,0.675 和 0.351 个百分点。K 含量叶、枝、茎分别平均为 0.8 063%,0.6 988%和 0.2 289%,最高值分别为 1.4 492%,1.3 898%和 0.3 069%,最低值分别为 0.3 881%,0.2 098%和 0.1 863%,极差分别为 1.0 611,0.1 800,0.1 206 个百分点。P 含量叶、枝、茎分别平均为 0.0 860%,0.1 025%和 0.0 420%,最高值分别为 0.1 894%,0.2 676%和 0.1 553%,最低值分别为 0.0 332%,0.0 534%和 0.0 062%,极差分别为 0.1 562,0.2 142 和 0.1 491 个百分点。可见粗灰分含量,N、Ca、Mg、K 都是叶 > 枝 > 茎,而 P 含量是叶 > 茎 > 枝,其极差粗灰分、N、Ca 含量是叶 > 茎 > 枝,Mg、K 含量是叶 > 枝 > 茎,P 含量是枝 > 叶 > 茎。就各营养元素含量的高低排序叶和茎是 Ca > N > Mg > K > P。枝是 Ca > N > K > Mg > P,说明 Ca、N 含量是最高的、P 含量是最低的,K、Mg 含量在枝、叶、茎中互有高低。

表 1 喀斯特森林树种叶、枝、茎营养成分含量

树 种	器官	灰分(%)	N(%)	P(%)	K(%)	Ca(%)	Mg(%)	位 序
短荚香槐	叶	8.184	2.1758	0.1119	1.1534	2.225	0.936	Ca > N > K > Mg > P
	枝	4.059	1.0222	0.2676	0.8539	1.323	0.316	Ca > N > K > Mg > P
	茎	2.080	0.2890	0.0146	—	0.522	0.413	Ca > Mg > N > P
多脉榆	叶	12.987	1.1201	0.0753	0.4312	3.358	0.564	Ca > N > Mg > K > P
	枝	10.138	0.6553	0.0548	0.4341	3.418	0.618	Ca > N > Mg > K > P
	茎	7.931	0.3380	0.0210	0.2792	5.379	0.379	Ca > Mg > N > K > P
朴	叶	17.101	1.4375	0.1119	0.3842	5.911	1.025	Ca > N > Mg > K > P
	枝	8.180	0.9135	0.1330	0.4493	2.626	0.404	Ca > N > K > Mg > P
	茎	5.898	0.4796	0.0922	—	1.738	0.306	Ca > N > Mg > P

续表

树　　种	器官	灰分(%)	N(%)	P(%)	K(%)	Ca(%)	Mg(%)	位　　序
圆果化香	叶	7.311	1.9942	0.0703	1.0523	1.789	0.542	N > Ca > K > Mg > P
	枝	5.486	0.9222	0.1360	0.9220	1.555	0.294	Ca > N > K > Mg > P
	茎	4.840	0.5241	—	0.1863	1.233	0.257	Ca > N > Mg > K
麻栎	叶	5.174	0.9956	0.1333	0.3881	1.531	0.256	Ca > N > K > Mg > P
	枝	—	—	—	—	—	—	
	茎	4.202	0.7682	0.0890	0.2146	1.121	0.522	Ca > N > Mg > K > P
清香木	叶	7.391	1.4855	0.0661	1.0031	2.328	0.592	Ca > N > K > Mg > P
	枝	5.959	0.6483	0.0534	1.0728	—	—	
	茎	5.247	0.2487	0.0124	0.3069	3.026	0.171	Ca > K > N > Mg > P
柿	叶	13.347	1.5788	0.0641	1.3625	4.108	3.635	Ca > Mg > N > K > P
	枝	4.822	0.7227	0.0568	0.2098	1.211	0.473	Ca > N > Mg > K > P
	茎	2.438	0.3202	0.0135	0.1871	0.625	0.281	Ca > N > Mg > K > P
圆叶乌桕	叶	5.980	1.3878	0.0837	0.4254	1.787	0.698	Ca > N > Mg > K > P
	枝	4.900	0.7559	0.0741	0.5870	1.337	0.871	Ca > Mg > N > K > P
	茎	1.787	0.2577	0.0234	—	0.605	0.513	Ca > Mg > N > P
云贵鹅耳枥	叶	9.990	1.3561	0.1894	0.5739	3.863	0.399	Ca > N > K > Mg > P
	枝	8.715	0.7910	0.1803	0.3573	2.465	0.597	Ca > N > Mg > K > P
	茎	4.727	0.4033	0.0576	0.2849	1.480	0.323	Ca > N > Mg > K > P
掌叶木	叶	7.208	1.5227	0.1234	0.9317	2.005	0.814	Ca > N > K > Mg > P
	枝	5.546	0.7159	0.1113	1.3898	0.767	0.572	K > Ca > N > Mg > P
	茎	1.360	0.2234	0.0446	0.2566	0.868	0.318	Ca > Mg > K > N > P
菱叶海桐	叶	7.526	1.2990	0.0707	0.8528	1.580	0.630	Ca > N > K > Mg > P
	枝	6.474	0.5862	0.0791	1.1556	1.867	0.213	Ca > K > N > Mg > P
	茎	3.593	0.3058	0.1553	0.2060	1.192	0.245	Ca > N > Mg > K > P
青冈栎	叶	6.340	1.3222	0.0746	1.0125	1.755	0.489	Ca > N > K > Mg > P
	枝	6.412	0.6419	0.0702	1.0838	1.852	0.281	Ca > K > N > Mg > P
	茎	5.675	0.3556	0.0356	—	2.046	0.195	Ca > N > Mg > P
球核荚蒾	叶	6.169	0.9046	0.0807	0.7340	1.888	0.706	Ca > N > K > Mg > P
	枝	—	—	—	—	—	—	
	茎	3.982	0.2136	0.0173	0.1884	1.230	0.342	Ca > Mg > N > K > P
湖北十大功劳	叶	11.250	0.9771	0.1060	1.4492	6.581	3.681	Ca > Mg > K > N > P
	枝	5.291	0.8433	0.1645	1.3064	1.109	0.293	K > Ca > N > Mg > P
	茎	—	—	—	—	—	—	
香港四照花	叶	12.050	1.0134	0.0626	0.6206	3.642	1.480	Ca > Mg > N > K > P
	枝	6.627	0.7909	0.0599	0.3714	—	—	
	茎	2.526	0.3316	0.0062	0.2124	0.967	0.172	Ca > N > K > Mg > P
香叶树	叶	7.637	1.1177	0.0395	0.7022	2.120	0.424	Ca > N > K > Mg > P
	枝	8.307	0.6336	0.0771	0.2317	2.802	0.385	Ca > N > Mg > K > P
	茎	1.997	0.4879	0.0348	0.2223	1.304	0.306	Ca > N > Mg > K > P
樟叶槭	叶	15.925	0.9640	0.0513	0.7966	5.472	0.646	Ca > N > K > Mg > P
	枝	8.973	0.6268	0.0662	0.2656	3.251	0.196	Ca > N > K > Mg > P
	茎	1.684	0.3302	0.0122	0.1883	0.482	0.463	Ca > Mg > N > K > P
椤木石楠	叶	8.534	0.7872	0.0332	0.6393	2.831	1.025	Ca > Mg > N > K > P
	枝	4.191	0.5521	0.0551	0.5293	1.151	0.622	Ca > Mg > N > K > P
	茎	3.020	0.3575	—	0.2425	1.023	0.304	Ca > N > Mg > K
平均	叶	9.457	1.3022	0.0860	0.8063	3.043	1.030	
	枝	6.472	0.7374	0.1025	0.6988	1.909	0.438	
	茎	3.705	0.3668	0.0420	0.2289	1.461	0.324	

上述数据反映了喀斯特常见树种 N,P,K,Ca,Mg 及粗灰分含量的大体水平,可供引用和进

一步研究参考。

2.2 生活型间的差异

18个树种中常绿树种8个,落叶树种10个,分别生活型统计结果见表2。表2材料表明,常绿、落叶树种叶粗灰分含量相差不大(分别平均为9.429%和9.480%),枝粗灰分含量是落叶树种<常绿树种(分别为6.363%和6.611%),茎粗灰分含量是落叶树种>常绿树种(分别为4.051%和3.211%)。叶片的营养成分N,P是落叶树种>常绿树种,K,Ca,Mg是常绿树种>落叶树种。枝的营养成分N,P,Mg是落叶树种>常绿树种,Ca是常绿树种>落叶树种,K含量两者相近(0.7 063%和0.6 973%)。茎的营养成分是N,K,Ca,Mg落叶树种>常绿树种,P是两者相近(0.0 436%和0.0 409%)。

表2 不同生活型植物营养成分含量

器官	生活型	灰分 (%)		N (%)		P (%)		K (%)		(Ca) (%)		Ma (%)	
		均值标准差	CV	均值标准差	CV	均值标准差	CV	均值标准差	CV	均值标准差	CV	均值标准差	CV
叶	落叶	9.480±3.651	38.51	1.505±0.338	22.46	0.103±0.038	36.40	0.701±0.350	45.42	2.882±1.330	46.17	0.946±0.923	97.60
	常绿	9.429±3.166	33.58	1.048±0.175	16.69	0.065±0.022	34.09	0.851±0.255	29.98	3.234±1.751	54.14	1.135±1.013	89.27
枝	落叶	6.363±2.013	31.63	0.794±0.123	15.47	0.119±0.067	56.70	0.697±0.364	52.18	1.838±0.840	45.72	0.518±0.177	34.10
	常绿	6.611±1.517	22.95	0.668±0.100	14.92	0.082±0.035	42.48	0.706±0.426	60.25	2.005±0.792	39.49	0.332±0.144	43.29
茎	落叶	4.051±1.996	49.28	0.385±0.159	41.21	0.041±0.030	73.74	0.254±0.045	18.54	1.660±1.425	85.88	0.348±0.105	30.12
	常绿	3.211±1.261	39.26	0.341±0.076	22.27	0.044±0.051	117.39	0.210±0.019	9.05	1.178±0.435	36.94	0.290±0.091	31.45

2.3 各营养成分含量排序

总体上看,叶、枝、茎,常绿或落叶树种N,P,K,Ca,Mg各元素含量的排序是相对一致的,即Ca含量最高,N和Mg次之,P含量最低。进一步分析表明仍存在细微的差异,主要反映在N、Mg和K的位序上。以叶为例,10个落叶树种和8个常绿树种都是P的含量处末位。18个树种中只有一种是N处首位,其余皆是Ca处首位。N处次位的有8个落叶树种,5个常绿树种,分别占80%和62.5%。Mg处次位的分别有1种落叶树种和3种常绿树种,分别占10%和37.5%。也就是说18个树种中14个树种是Ca,N占前两位,约77.8%,4个树种是Ca,Mg占前两位,约22.2%。K占第三位的有12个种,占66.7%,K占第四位的有6个种,占33.3%。

2.4 Ca,Mg含量分析

有作者以叶片Ca或Ca、Mg含量高低作为划分喜钙类型的指标(周运超,1997),也有以含量高低划分级别(侯学煜,1982)。本文对叶片Ca含量进行统计分析表明,18个树种中叶片Ca含量<2.0%的有6种,占33.3%,2.1%~3.0%的有5种,占27.8%,3.1%~4.0%的有3个种,占16.7%,4.1%~5%和>6.0%的各有1个种,各占5.5%,5.1%~6.0%的有2个种,占

11.1%。叶片 Ca 含量在 3.0%以上的共 7 个种，依次是湖北十大功劳，朴，樟叶槭，柿，云贵鹅耳枥，香港四照花，多脉榆。它们包含乔木和灌木，常绿和落叶各生活型。按侯学煜的划分 Ca 含量 > 2%的即为高量，则 18 个树种中高量的有 12 种，占 66.7%，其余均为中量的。按周运超的划分标准，含 Ca + Mg4.0%以上的为嗜钙型，有朴，柿，云贵鹅耳枥，湖北十大功劳，香港四照花，樟叶槭等 6 种；含 Ca + Mg 3.1% ~ 4.0%的为喜钙型，有翅荚香槐，多脉榆，楔木石楠 3 个种；含 Ca + Mg 1.4% ~ 3.0%的为随遇型，有圆果化香，麻栎，清香木，圆叶乌桕，掌叶木，菱叶海桐，青冈栎，球核荚蒾，香叶树 9 个种。尽管分类标准不尽相同，但都反应了这些喀斯特森林常见树种叶片含 Ca 量较高的共性。

2.5 相关分析

这些树种 N，K，Ca，Mg 和粗灰分含量相关分析表明：

叶片 Ca 与 Mg 含量呈紧密正相关，数学表达为

$$y = -0.10067 + 0.37160x$$

x 为叶片 Ca 含量　　y 为叶片 Mg 含量　　$n = 18$　　$r = 0.59^{**}$

叶片 Ca 含量与粗灰分含量呈紧密正相关，数学表达为

$$y = 3.58843 + 1.92632x$$

x 为叶片 Ca 含量　　y 为叶片粗灰分含量　　$n = 18$　　$r = 0.863^{**}$

叶片 Ca、Mg 含量与粗灰分含量呈紧密正相关，数学表达为

$$y = 4.74674 + 1.15477x$$

x 为叶片 Ca、Mg 含量　　y 为叶片粗灰分含量　　$n = 18$　　$r = 0.757^{**}$

叶片 Ca 含量与 N 含量，Ca 含量与 K 含量，K 含量与 N 含量等皆无相关关系。

3 讨　　论

3.1　本研究结果明显反映出植物对矿质元素的选择性吸收的特点。相同生境里，不同植物叶片的 N，P，K，Ca，Mg 含量不同，粗灰分含量不同，以及它们在叶、枝、茎中的积累分配不等，皆是由植物的遗传特性不同所决定。这说明喀斯特森林树种在选择吸收方面有各不相同的特点，这是深刻认识树种特性，正确选择造林树种的重要方面。在喀斯特区进一步掌握树种对 Ca，Mg 的吸收，积累，分配特点更有重要意义。有研究表明喀斯特植被中有大量随遇型和少量厌钙型树种，酸性土壤上也能见到某些嗜钙型和喜钙型树种（周运超，1997），说明树种的生态幅度很大和喀斯特生境的多样性，有进一步深入研究的必要。

3.2　本研究结果表明不同树种 N，P，K，Ca，Mg 等含量差异较大，加之喀斯特森林树种组成复杂，这给物质循环研究带来很大困难，应该继续喀斯特森林树种营养成分含量及变化的测定研究，积累更多的资料。本研究结果在反映主要树种 N，P，K，Ca，Mg 含量上有一定代表性可供引用参考。

A PRELIMINARY REPORT ON NUTRIENT OF KARST FOREST TREE SPECIES

Zhu Jun
(Guizhou Forest Planning and Design Institute)

Abstract

The N, P, K, Ca, Mg and contents of leaves, branches and stems from 18 common trees in Karst forest were measured by the standard method. The nutrient content change and ranking orders of leaves, branches, and stems were analyzed for evergreen trees and deciduous trees respectively. The Ca contents in leaves were divided and compared with the calcium-loving type from other authors. A correlation analysis was made among the all nutrient contents, which showed that Ca and Mg contents in leaves were closely related with the ash content in leaves, but no relationships between Ca and N, Ca and K, N and K were found.

Key words: Karst species, Nutrient, Type, Correlation analysis

喀斯特森林常见树种热值测定分析初报*

朱守谦　何纪星　陈普

（贵州大学林学系）

摘要：用国产 GR－3500 氧弹式热量计，测定了茂兰国家级自然保护区内 11 个常见树种的干、枝、叶的热值。若以叶、枝、干热值的均值表征树种的热值，几个树种中以黄枝油杉最高（20662.9J·g^{-1}），多脉榆最低（15155.1J·g^{-1}）平均为 17721.2J·g^{-1}。11 个树种各器官的热值是干 > 枝 > 叶。11 个树种的热值可归并为高热值、低热值、中等热值 3 类。去灰粉热值较干重热值的变异为小。

关键词：热值　氧弹仪　喀斯特森林树种

植物热值是对植物含能产品能量水平的一种度量。是指单位重量的物质完全燃烧后，冷却到原来的温度所释放的热量，其单位是 kJ·g^{-1}。植物含能产品热值的高低，直接受其组成物质，特别是脂肪、蛋白质、碳水化合物含量的影响，它可反映绿色植物对太阳辐射能的利用状况。

植物热值测定研究是当前生态学研究中的一个重要基础工作。研究生命系统与环境系统之间的能量关系及其运动规律的能量生态学，它不仅要阐明生命发育和生物群体演替的基本理论问题，而且是模拟群落营养结构以优化农业组合的应用基础，这一切必须要以生物产品热值测定为基础。研究植物的能量生产和代谢，生态系统的能流特点，生态因素对能量转化过程的影响，提高系统的生产力等也必须首先了解和分析植物各含能产品的热值。对于直接以植物含能产品为能源利用的薪炭林来说，热值更是薪炭林树种选择的主要依据之一。退化生态系统自然恢复过程中，不同演替阶段群落能量的积聚、分配、代谢强度是深入了解群落特征，掌握演替过程中能量利用率，代谢水平变化的重要途径，这也必须要以植物各含能产品热值测定为基础。

我国在这方面的研究尚不多，对红树林、羊草草原、南亚热带常绿阔叶林、慈竹等一些植物的热值和群落的能量代谢进行过研究，有相应的文献报道。对喀斯特树种的热值测定及喀斯

* 唐丽霞、申高美参加了测试工作。

特森林的能量代谢等尚未见报道,本研究旨在为这方面的研究做必要的准备。

1 材料与方法

样品采自贵州省茂兰国家级自然保护区,选择喀斯特森林中不同生活型、不同层次常见树种,分别干、枝、叶取样,样品在105℃恒温下烘干至恒重,粉碎后置于干燥器中备用。共采集39个树种的样品,本研究共测定其中11个树种,它们是翠柏(*Calocedrus macrolepis*),短叶黄杉(*Pseudotsuga brevifolia*),黄枝油杉(*Keteleeria calcarea*),多脉榆(*Ulmus castaneifolia*),香叶树(*Lindera communis*),朴(*Celtis tetrandra* subsp. *sinensis*),圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*),长梗核果木(*Drypetes indica*),青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*),翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*),云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)。热值测定用国产GR-3500氧弹式热量计,每个样品测定2~3次,取2次相对误差小于2%的测值取其平均数作为测定结果。

2 测 定 结 果

11个树种33份样品的测定结果见表1。

2.1 若以每个树种叶、枝、干样品的热值平均值表征该树种的热值,统计表明11个树种的热值平均为17721.2J·g^{-1},标准差为1801.5J·g^{-1},变异系数10.17%。热值最高的是黄枝油杉(20662.9 J·g^{-1}),最低的是多脉榆(15155.1 J·g^{-1}),其热值自高至低次序为黄枝油杉>翠柏>短叶黄杉>长梗核果木>圆叶乌桕>翅荚香槐>青冈栎>香叶树>朴>云贵鹅耳枥>多脉榆。

表1 喀斯特常见树种的干重热值

生活型	树种	各器官的干重热值(J·g^{-1})			
		叶	枝	干	平均
落叶阔叶	朴(*Celtis tetrandra* subsp. *sinensis*)	15022.2	16623.9	17254.7	16300.3
	圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*)	16472.1	16943.3	18847.2	17420.9
	翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)	17396.2	17168.9	17505.8	17357.0
	云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)	15068.4	16285.0	16574.9	15976.1
	多脉榆(*Ulmus castaneifolia*)	14864.8	15033.1	15567.4	15155.1
平均		15764.7	16410.8	17150.0	16441.9
常绿阔叶	青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)	17261.5	17103.1	15973.9	16779.5
	香叶树(*Lindera communis*)	16189.5	15875.5	17625.4	16563.5
	长梗核果木(*Drypetes indica*)	18239.5	18301.4	18225.4	18255.4
平均		17230.2	17093.3	17274.9	17199.5
针叶	翠柏(*Calocedrus macrolepis*)	21530.3	19683.6	20003.0	20405.6
	短叶黄杉(*Pseudotsuga brevifolia*)	20069.1	20571.0	19530.0	20056.7
	黄枝油杉(*Keteleeria calcarea*)	20937.6	20684.1	20367.1	20622.9
平均		20845.7	20312.9	19966.7	20375.1
总平均		17550.1	17661.2	17952.3	17721.2

2.2 分别生活型统计表明其热值大小的次序是针叶树（20375.1 J·g⁻¹）> 常绿阔叶树（17199.5 J·g⁻¹）> 落叶阔叶树（16441.9 J·g⁻¹）。

2.3 11 个树种各器官热值的大小次序是 干 > 枝 > 叶，其相应的热值是 17952.3 J·g⁻¹，17661.2 J·g⁻¹和 17550.1 J·g⁻¹。可见其中 叶与枝的热值差异较小，与干的热值差异较大。但这种次序在不同生活型树种中表现不一致。落叶阔叶树种是干 > 枝 > 叶，相应的热值是 17150.0 J·g⁻¹，16410.8 J·g⁻¹和 15764.7 J·g⁻¹。干与枝、枝与叶的差异相近。常绿阔叶树种干 > 叶 > 枝，相应的热值是 17274.9 J·g⁻¹，17230.2 J·g⁻¹，17093,3 J·g⁻¹，干与叶的差异较小，而与枝的差异较大。针叶树种是叶 > 枝 > 干，相应的热值是 20845.7，J·g⁻¹、20312.9 J·g⁻¹和 19966.7 J·g⁻¹，叶与枝的差异较小、与干的差异很大。

2.4 11 个树种叶的平均热值为 17550.1 J·g⁻¹，标准差为 2276.7 J·g⁻¹，变异系数 12.97%，最高的是翠柏(21530.3 J·g⁻¹)，最低的是多脉榆(14864.8 J·g⁻¹)。枝条的平均热值为 17661.2 J·g⁻¹，标准差为 1815.1 J·g⁻¹，变异系数 10.28%，最高的是黄枝油杉(20684.1 J·g⁻¹)，最低的是多脉榆(15033.1 J·g⁻¹)。干的平均热值为 17952.3 J·g⁻¹，标准差为 1528.3 J·g⁻¹，变异系数 8.51%，最高的是黄枝油杉(20367.1 J·g⁻¹)，最低的是多脉榆(15567.4 J·g⁻¹)，各器官热值的变异程度是叶 > 枝 > 干。

2.5 综合考虑 11 个树种各器官的热值，利用作图法分别以干、枝、叶的热值为 x、y、z 值，在三维空间中定位，可将其划分为 3 类，3 种针叶树为热值最高的一类，其干、枝、叶的热值均是最高的。青冈栎、多脉榆、云贵鹅耳枥是热值较低的一类，其中除青冈栎的枝、叶热值稍高外，其余都是最低的。朴、圆叶乌桕、翅荚香槐、香叶树、长梗核果木属于热值中等的一类。

2.6 用去灰粉热值来表征树种及器官的热值，较干重热值的变异为小(表 2)，以 5 种落叶阔叶树种为例，其干重热值平均为 16441.9 J·g⁻¹，标准差 858.9 J·g⁻¹，变异系数 5.22%，而去灰粉热值平均为 17737.1 J·g⁻¹，标准差 524.9 J·g⁻¹，变异系数 2.96%。同样叶的干重热值的变异系数为 6.35%，而去灰粉热值的变异系数为 3.67%，枝的干重热值的变异系数为 4.57%，去灰粉热值的变异系数为 2.74%，干的干重热值的变异系数为 6.31%，去灰粉热植的变异系数为 4.38%。

表 2 喀斯特常见树种的去灰粉热值

树种	各器官的去灰粉热值 J·g⁻¹			
	叶	枝	干	平均
朴 (Celtis tetrandra *subsp*. sinensis)	18121.1	18104.9	18336.2	18187.4
圆叶乌桕 (Sapium rotundifolium)	17519.8	17816.3	19190.1	18175.4
翅荚香槐 (Cladrastis platycarpa)	18496.8	17895.3	17877.7	18089.9
云贵鹅耳枥 (Carpinus pubescens)	16740.8	17839.7	17397.3	17325.9
多脉榆 (Ulmus castaneifolia)	17083.4	16729.1	16908.4	16907.0
平均	17592.4	17677.1	17941.9	17737.1

3 讨　论

3.1　热值测定过程中，出现有样品燃烧不尽的现象，表现为坩埚内有黑色，灰白色网状物，少部分为黑色、白色颗粒，这种现象也有文献报道(李意德等，1996)。据统计，共78次测定中完全燃尽，几无灰分的35次，占44.9%，有不同量的网状物、颗粒物等未燃尽的有43次，占55.1%。其中，叶样品测定26次，完全燃尽的9次，占34.6%，枝样品测定24次，完全燃尽的10次，占41.7%，干样品测定28次，完全燃尽的16次，占57.1%，可见这种燃烧不尽有网状物残存的现象是叶＞枝＞干。

未燃尽网状物或颗粒的重量表明其占样品重的比例平均为3.87%，其中叶样品的比例为5.14%，最高10.38%，最低1.62%，枝样品平均为3.60%，最高5.77%，最低1.54%，干样品平均2.40%，最高4.25%，最低0.72%，可见就未燃尽网状和颗粒状物的数量而言，也是叶＞枝＞干。

造成这种现象的原因有待进一步研究，实际操作中，可用在样品重量中减去未燃尽物的重量，来计算热值，可能更接近实际。

3.2　测定中也有多次出现样品燃烧不全的情况，观察表明燃烧不全的样品均在氧弹底部水中，可能是燃烧过程中，由于某种力（如燃烧时瞬时高温，样品与坩埚的温差很大，导致样品弹起）使样品跌入水中，而这常与样品压片过紧或过厚有关。

A PRELIMINARY REPORT ON CALORIFIC VALUES MEASUREMENT OF COMMON SPECIES UNDER KARST FOREST

Zhu Shouqian　He Jixing　Chen Pu
(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

The calorific values of stem, branch and leaf of 11 species in Maolan Nature Reserve were measured by the GR-3500 oxygen bomb calorimeter. Using the mean calorific value of stem, branch and leaf as the tree calorific value, the *Keteleeria calcarea* had the highest value with 20662.9J·g^{-1}, and *Ulmus castaneifolia* had the lowest one with 15155.1J·g^{-1}, and the average value was 17721.2J·g^{-1} among these 11 species. The organ calorific values of these 11 species were stem > branch > leaf. The calorific values of these 11 species could be divided into 3 types such as high calorific value, medium and low calorific value. The calorific value without ash content had a little variance than that of dry weight.

Key words: Calorific value, Oxygen bomb calorimeter, Karst forest species

荔波县白颈长尾雉
种群数量及生境初步研究*

熊志斌[1]　李筑眉[2]　陈正仁[1]　冉景丞[1]　梁伟[3]　谭成江[1]

1. 茂兰国家级自然保护区管理局　2. 中国科学院贵州生物研究所　3. 海南师范学院生物系

摘要：1998年和2002年分别两次在荔波开展白颈长尾雉的资源调查，结果表明，荔波县境现有白颈长尾雉的种群数量为200只左右。主要分布于县内的水利乡、佳荣镇、玉屏镇和朝阳镇的山江，分布区域主要在樟江河中上游两岸。其栖息生境主要类型有：①枫香（*Liquidambar formosana*）－单性木兰（*Kmeria septentrionali*）－丝栗栲（*Castanopsis fargesii*）群落，②麻栎（*Quercus acutissima*）－丝栗栲－香樟（*Cinnamomum camphora*），马尾松（*Pinus massoniana*）群落，③杨梅（*Myrica rubra*）－交让木（*Daphniphyllum macropodum*）－狭叶润楠（*Machilus rehderi*）马尾松群落。白颈长尾雉在荔波县境的分布数量极少，必须加强保护。

关键词：白颈长尾雉　种群数量　生境　贵州荔波

白颈长尾雉（*Elliot's pheasant*）为世界濒危物种（Kill，1981）。国内主要分布于长江以南地区，大约北纬25°～31°（Delacour，1977）。江西、安徽南部、浙江、福建和广东北部均有分布（郑作新，1976）。近年在广西、湖南和贵州的东北部也发现该雉的分布（梁伟，1995）。1997年5月12日笔者首次在贵州南部的荔波城关镇市场没收到1只白颈长尾雉雄鸟，并确定该鸟为玉屏镇水春村群众在当地所得。因此能确定荔波县境有白颈长尾雉新分布。长期以来，由于人类对白颈长尾雉无限制的滥捕乱猎和栖息生境的不断破坏，导致白颈长尾雉数量急剧下降（诸葛阳，1993），现被列为国家一级重点保护动物。

对荔波县白颈长尾雉种群数量、分布及生境研究，目前未见有报道。为了查清白颈长尾雉在荔波的详细分布及种群数量，探究其种群受损原因，1998年由荔波县科协资助，开展荔波境内白颈长尾雉的资源调查。由于资金原因，当年未能完成。于2002年5月得到WPA的资助，

* 基金项目WPA的部分内容，荔波县科协资助项目。

1 自然概况及方法

1.1 自然概况

荔波县位于云贵高原向广西丘陵平原的过渡带，处于岩溶斜坡上缘。地理位置东经107°37′~108°18′，北纬25°7′~26°39′。东北与黔东南苗族侗族自治州的从江、榕江县接壤，东南和广西壮族自治区的环江、南丹县毗邻，西与独山县交界，地势北高南低，总面积2441km²。森林覆盖率24.78%。气候属亚热带季风湿润气候区，冬无严寒，夏无酷暑。年平均气温15.3℃，气温年较差18.3℃，年降水量1752mm，年日照时数1272.8h，无霜期310d。

1.2 调查方法

1.2.1 访　查

1998年9月至10月，2002年5月至6月，历经60天的时间，利用白颈长尾雉的图片和实体羽毛，以玉屏镇为中心，全面铺开到主要林区各个乡镇、村及村寨，向当地乡村干部、老猎人及其他见过白颈长尾雉的人进行访问。调查发现时间、群体大小及近期的分布变化等情况，并到实地进行核实。同时也到荔波县相邻的三都水族自治县九阡镇、杨拱乡等地调查。两次调查共访查30个点，直接受访人数达90人次。

1.2.2 种群调查

到白颈长尾雉栖息的地方，采用样线调查方法，样线单侧宽50m，样线长度因林块大小而不等。利用公式 $D = N/2LW$ 计算白颈长尾雉的种群密度。其中 N：样带宽度内所记录的白颈长尾雉数量；W：样带的单侧宽度；L：样带总长度。

1.2.3 生境调查

样线调查时，在有白颈长尾雉活动留下的痕迹，如足迹、粪便、羽毛等，以及当地村民发现白颈长尾雉的现场设置生境调查样地，调查白颈长尾雉活动环境的各种生态因子，如森林覆盖率、坡度、坡向、坡位、海拔、地表岩石裸露率、距离水源远近、人为活动的强弱等，记录主要优势树种的树种名、平均高、平均胸径及盖度等。所有调查数据通过SPSS统计软件进行处理。

2 结　　果

2.1 种群数量估计及分布区域

白颈长尾雉野外种群数量密度非常低，据玉屏镇、水利乡、佳荣镇、九阡镇等地的实地调

查，在野外均未见到实体。从玉屏镇的水春、猴场、林场，水利乡的水龙，佳荣镇拉学村的麻栗坳、水维村，三都水族自治县九阡镇的板甲、杨拱乡等当地群众家中收到羽毛来判断，白颈长尾雉集中分布在三都水族自治县的九阡镇、杨拱乡等靠近月亮山的乡镇，荔波县玉屏镇的水春—尧排—水架—猴场至水利乡的水龙—水丰--水浪、佳荣镇的拉学村、水维村以及靠近月亮山一带。又从市场出售白颈长尾雉的数量来看，三都的九阡镇在秋、冬、春三季，每到赶集这一天，平均有 3 ~ 5 只出售，夏季少，平均有 1 ~ 2 只(2002 年 5 月 31 日在三都水族自治县九阡镇市场没收得 1 只雄鸟，2002 年 6 月 6 号又没收到 1 只，经过询问分别为杨拱乡董兰村和九阡镇板甲村村民所为)，而荔波县市场的白颈长尾雉主要来源于三都的九阡、杨拱和荔波佳荣镇等靠近月亮山一带，荔波水利乡的水龙一带出来的一年也只有 1 ~ 2 只。陈会明 2001 年 8 月在水浪往荔波县城的路上见到一老头打得 1 只雄鸟。2002 年 2 月猴场的何有金在花博(与水浪的林子相连)打得 1 只雄鸟。林场组村民吴正辉于 2001 年 12 月在董贝打得 1 只雄鸟。据水龙当地村民反映，白颈长尾雉在水龙一带已经很少，从去年到现在，在林中只见到 3 只(1 雄 2 雌)，而荔波县佳荣镇靠近月亮山一带数量还是不少，当地村民一两天可从山上猎获 1 ~ 2 只(潘加兴 2002 年 5 月 12 日见古城的村民带得 3 只到佳荣镇市场出售。据当地村民反映，几乎每次赶集都有 3 ~ 4 只出售)。总之该雉类在野外已很难见到实体，只能偶然见到其粪便或掉落的羽毛(水龙)。根据野外的调查和当地市场出售的白颈长尾雉数量，乐观估计，目前荔波县境白颈长尾雉的分布数量不到 200 只。分布面积严重缩减，已处于濒危状态，亟待加强就地保护。

2.2 白颈长尾雉栖息生境

根据野外调查，白颈长尾雉栖息地生境(森林群落)主要有以下类型：

(1) 枫香、单性木兰、丝栗栲林　由于人为破坏，原始的常绿阔叶林已基本消失，现多为枫香林所代替，只有残存的零星小片分布在河谷以及地势较为陡峭的地带，组成的树种多为枫香(*Liquidambar formosana*)、红木荷(*Schima wallichii*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、单性木兰(*Kmeria septentrionalis*)、丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)等阔叶树种，平均高 12 ~ 15m，林下灌木层主要有檵木(*Loropetalum chinense*)、悬钩子(*Rubus* spp.)、直角荚蒾(*Viburnum foetidum*)等，地表植物有莎草(*Cyperus* spp.)、凤尾蕨(*Pteris* spp.)等。土壤为砂页岩发育而形成的山地黄壤，土质疏松，地面平整，岩石裸露率 10%。主要分布于水春河上游至尧排一带。

(2)麻栎、丝栗栲、香樟、马尾松林　这一植被类型为研究区主要类型，在各调查片区均有分布，主要为天然更新的次生林，多数分布在山坡和槽谷地带，具有林内透光、干燥等特点。乔木层高 10 ~ 18*m*。主要树种有麻栎、猴欢喜(Sloanea sinensis)、丝栗栲、榆树(Ulmus pumila)、马尾松(Pinus massoniana)、香樟(Cinnamomum camphora)等。林中灌木层有檵木、丝栗栲、菝葜(Smilax)、朴树(Celtis tetrandra)、山茶(Camellia *spp.*)、响叶杨(Populus adenopoda)等，草本植物有里白(Hicriopteris glauca)、芒萁(Dicranopteris dichotoma)、五节芒(Miscanthus floridulus)等。主要分布于荔波的佳荣镇、三都的九阡、杨拱及月亮山一带。

(3) 杨梅、交让木、润楠、马尾松林　这一植被类型全为次生林，林龄在 20 年左右，乔木平均树高 15 ~ 18m，郁闭度 80%。乔木主要树种有交让木(Daphniphyllum macropodum)、杨梅(Myrica rubra)、狭叶润楠(Machilus rehderi)、圆果花楸(Sorbus globosa)、马尾松、香樟、丝栗栲、

青皮木（Schoepfia jaiminodora）等。灌木层主要有檵木、小果南烛（Lyonia ovalifolia）、朴树、直角荚蒾、菝葜、山茶、小叶女贞（Ligustrum quihoui）、盐肤木（Rhus chinensis）、大菝葜（Smilax ferox）、粗丝木（Gomphandra tetrandra）、木姜子（Litsea *spp*.）等。草本层多为蕨类（Pteridium *spp*.）。土壤为砂页岩发育形成的山地黄壤。主要分布于荔波水龙雄山。

白颈长尾雉栖息生境都具有共同特点，即栖息地周围有水源，森林郁闭度80%以上，乔木林下较空旷，灌木层稀少且地面较平坦，枯枝落叶较厚，人为活动干扰较弱等。这样便于白颈长尾雉的地面活动和觅食，同时也易于避敌。

3 讨　论

3.1　本文结果为两年内调查访问所得，时间较短，更深入的工作尚在进行。就两次的野外调查来看，由于野外均未见到实体，无法正确统计白颈长尾雉的种群数量，但从当地村民反映中可得出，白颈长尾雉的种群数量已经很少，种群增长很慢。月亮山为这次调查种群数量最多的地方，但在野外也未见到实体。1963年8月27日～9月11日中国科学院昆明动物研究所曾在它的东面进行过鸟类采集；1976年5月13日～6月21日贵州省博物馆分别在榕江的新华、的牛，从江的城关、西山，1982年3月14日～24日又在荔波的茂兰、甲良及城关附近进行过较深入的鸟类调查；1971年前后广东动物研究所的高育仁又在三都进行鸟类采集；1984年4月～5月和11月贵州生物研究所等单位在茂兰喀斯特林区深入地考察过鸟类；1989年4月～5月贵州省生物研究所的吴至康等同志随月亮山考察队深入月亮山区的腹地进行深入的鸟类调查。说明荔波县和月亮山区的四周都不同程度地对鸟类进行了较详细的调查，但他们在野外均未采集到白颈长尾雉的标本，在他们所报道的文章上也未见有白颈长尾雉分布的记录。可见白颈长尾雉的种群数量很少，增长缓慢，1963年至今可能没有多大变化。这也是这次野外调查中未见到实体的缘故。

3.2　在三都、荔波境内居住的主要为少数民族，如布依族、壮族、瑶族、水族、苗族等，少数民族占90%以上。调查中当地村民反映，自古以来他们就有狩猎的习俗，大凡成年的男子每人都有一枝枪。过去这些少数民族因动物图腾和佛教的关系，不允许猎杀象征幸福、吉祥的白颈长尾雉等小型鸟类，这是因为当时林区中大型野生动物分布数量很多，如野猪（Sus scrofa）、林麝（Moschus berezovskii）、苏门羚（Capricornis sumatraensis）、华南虎（Panthera tigris amoyensis）等。随着大型动物数量的减少和受到商品市场经济的冲击，这一传统观念逐渐淡化，白颈长尾雉也难逃厄运。如佳荣镇拉学村的古城组，由于坡度大，没有通电，也没有通公路（2002年），平均每人只有200m^2亩的稻田，一年中就有6个月的生活依靠国家救济粮维持。当地村民由于生活困难，想从狩猎中寻找资金购买粮食。外来流动人口，由于在当地都是租土地耕作，学生上学要缴代培费，加上当地政府不易管理他们，打猎成为他们寻找资金而无需投入资本的途径。随着市场经济的发展，不法分子以获得暴利为目的，非法进入林区收购野生动物。这就刺激当地群众盲目猎取鸟类等野生动物。如荔波野生动物市场，每500g白鹇35元，猛禽35元/只，竹鸡10元/只，雉鸡30元/只，白颈长尾雉35元/只，红腹锦鸡25元/只（均为死亡价）。这些是造成白颈长尾雉种群增长缓慢的原因之一。

3.3 长期以来，由于对森林管理不严，重砍轻造，乱砍滥伐、山林火灾、毁林开荒等连年不断，严重损伤了森林维持野生动物种群生存的能力，破坏了食物链网络结构，直接改变了野生动物的生存条件，甚至丧失了其生存的栖息地。据《荔波县综合农业区划》一书记载，全县森林覆盖率，由建国初期的34.98%降到如今的24.87%，而且现有森林的分布很不均匀，严重片断化，使白颈长尾雉的生境区域大幅度缩减，造成种群隔离，繁殖受到影响。这些是造成白颈长尾雉种群增长缓慢的又一原因。

3.4 21世纪是精神文明和物质文明高度发展的新世纪，而枪击野生动物现象依然存在，对带枪上山、偷猎偷捕尚无切实措施进行有效管理。建议在白颈长尾雉分布的地区，以月亮山为核心，包括水春河上游、水利乡水龙，建立一个白颈长尾雉禁猎区，以便加强就地保护，使该雉类种群得以稳定增长，并为白颈长尾雉自然保护区建立创造条件。

INVESTIGATION OF *ELLIOT' S PHEASANT* POPULATION AND ITS HABITAT IN LIBO

Xiong zhibin[1] Li zhumei[2] Cheng zhenreng[1]
Ran jingcheng[1] Liang wei[3] Tan chengjiang[1]
1 Management Department of Maolan Nature Reserve
2 Institute of Creature on the Guizhou, Chinese Academy of Sciences
3 The Department of Creature, Hainan Normal University

Abstract

The *Elliot' s pheasant* population number and its habitat were surveyed in 1998 and 2002 in Libo county. The results showed that, *Elliot' s pheasant* number was 200, which mainly distributed in the bank areas of Zhangjiang river upper reaches, such as Shuili, Jiarong, etc. The main habitats are: ① *Liquidambar formosana-Kmeria septentrionalis-Castanopsis fargesii*, ② *Quercus altissima-Cinnamomum camphora-Pinus massoniana*, ③ *Myrica rubra-Daphniphyllum macropodum-Machilus rehderi-Pinus massoniana* community. As *Elliot' s pheasant* was rarely distributed in Libo, it must be protected.

Key words: *Elliot' s pheasant*, Group number, Habitat, Libo county of Guizhou province

贵州茂兰国家级自然保护区蜘蛛名录

陈会明

（贵州茂兰国家级自然保护区管理局）

摘要：报道贵州茂兰自然保护区蜘蛛，共 23 科 75 属 132 种。

关键词：茂兰　蜘蛛　名录

蜘蛛目(Araneae)是动物界的 7 大目之一，全世界已命名的蜘蛛约有 36000 种。1994 年以来，我们对分布于贵州省茂兰自然保护区的蜘蛛种类进行调查，采集了约 6000 号标本。经初步鉴定，计有 27 科 84 属 143 种，其中有 8 种为茂兰保护区特有种，如镰形弱蛛（*Leptoneta falcata*）、徐氏弱蛛（*Leptoneta xui*）、黑斑肥腹蛛（*Steatoda nigrimaculata*）、弯钩肥腹蛛（*Steatoda uncata*）、茂兰阿纳蛛（*Anahita maolan*）、董背泰莱蛛（*Telema dongbei*）、凉席泰莱蛛（*Telema liangxi*）、科氏纳尔蛛（*Wendilgarda coddingtoni*）。

一、地蛛科 Atypidae

1　沟纹硬皮地蛛 *Calommata signata* Karsch, 1879

二、异纺蛛科 Hexathelidae

2　触形大疣蛛 *Macrothele palpator* Pocock, 1901

三、刺客蛛科 Sicariidae

3　乳状隐蛛 *Laxosceles lacta* Wang, 1994

四、壁钱科 Oecobiidae

4　华南壁钱 *Uroctea compactilis* L. Koch, 1878

五、妩蛛科 Uloboridae

5　东方长妩蛛 *Agrammopes orientalis* Boes. et Str., 1906

6　广西妩蛛 *Uloborus guangxiensis* Zhu et Chen, 1990

7　膝形妩蛛 *Zosis geniculatus* (Olivier, 1789)

8　中华妩蛛 *Octonoba sinensis* (Simon, 1880)

六、褛网蛛科 Psechridae

9 中华褛网蛛 *Psechrus sinensis* Berland, 1914

七、弱蛛科 **Leptonetidae**

10 镰形弱蛛 *Leptoneta falcata* Chen et al., 1999

11 徐氏弱蛛 *Leptoneta xui* Chen et al., 1999

八、元蛛科 **Araneidae**

12 黄斑园蛛 *Araneus ejusmodi* Boes et Str, 1906

13 大腹园蛛 *Araneus ventricosus* (L. Koch, 1879)

14 黑斑园蛛 *Araneus mitificus* (Simon, 1886)

15 五纹园蛛 *Araneus pentagrammicus* (Karsch, 1879)

16 德氏南蛛 *Parawixia dehaani* (Doleschall, 1859)

17 褐吊叶蛛 *Acusilas coccineus* Simon, 1895

18 横纹金蛛 *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772)

19 小悦目金蛛 *Argiope minuta* Karsch, 1879

20 贝氏金蛛 *Argiope boesenbergi* Levi, 1983

21 目金蛛 *Argiope ocula* Fox, 1938

22 孔目金蛛 *Argiope perforata* Schenkel, 1963

23 石门壮头蛛 *Chorizopes shimenensis* Yin et Peng, 1994

24 银背艾蛛 *Cyclosa argenteoalba* Boes. et Str., 1906

25 黑尾艾蛛 *Cyclosa atrata* Boes. et Str., 1906

26 银斑艾蛛 *Cyclosa argentata* Tanikawa et Ono, 1993

27 三突艾蛛 *Cyclosa monticola* Boes et Str., 1906

28 日本艾蛛 *Cyclosa japonica* Bose. et Str., 1906

29 皿云斑蛛 *Cyrtophora moluccensis* (Doleschall, 1857)

30 对称曲腹蛛 *Cyrtarachne inaequalis* Thorell, 1895

31 赫斑曲腹蛛 *Cyrtarachne induta* Yaginuma, 1960

32 汤春曲腹蛛 *Cyrtarachne yunoharuensis* Strand, 1916

33 库氏棘腹蛛 *Gasteracantha kuhli* C. L. Koch, 1838

34 索氏棘腹蛛 *Gasteracantha sauteri* Dahl, 1914

35 青新园蛛 *Neoscona scylla* (Karsch, 1879)

36 嗜水新园蛛 *Neoscona nautica* (L. Koch, 1875)

37 霍氏新园蛛 *Neoscona holmi* (Schenkel, 1953)

38 韦满新园蛛 *Neoscona punctigera* (Doleschall, 1857)

39 绿腹新园蛛 *Neoscona mellotteei* (Simon, 1895)

40 红亮腹蛛 *Hypsosinga sanuinea* (C. L. Koch, 1845)

41 华南高亮腹蛛 *Hypsosinga alboria* Yin et al., 1990

42 草芒果蛛 *Mangora herbeoides* (Bose et Str., 1906)

43 卡氏毛园蛛 *Eriovixia cavaleriei* (Schenkel, 1963)

44 拖尾毛园蛛 *Eriovixia laglaizei* (Simon, 1877)

45 羽足扇蛛 *Zilla plumiopedella* Yin et al.,1987

九、肖蛸科 **Tetragnathidae**

46 纵条银鳞蛛 *Leucauge magnifica* Yaginuma,1954

47 直伸肖蛸 *Tetragnatha extensa* (Linnaeus,1758)

48 锥腹肖蛸 *Tetragnatha maxillosa* Thorell,1895

49 华丽肖蛸 *Tetragnatha nitens* (Audouin,1826)

50 前齿肖蛸 *Tetragnatha praedonia* L. Koch,1878

51 棒络新妇 *Nephila clavata* L. Koch,1878

52 斑络新妇 *Nephila pilipes* (Fabricius,1793)

53 广西楚蛛 *Zygiella guangxiensis* Zhu et Zhang,1993

十、球蛛科 **Theridiidae**

54 蹄形希蛛 *Achaearanea ferrumequina* (Boesesnberg et Strand,1906)

55 日本希蛛 *Achaearanea japonica* (Boesenberg et Strand,1906)

56 宋氏希蛛 *Achaearanea songi* Zhu,1998

57 温室希蛛 *Achaearanea tepidariorum* (C. L. Koch,1841)

58 蚓腹银斑蛛 *Argyrodes cylindrogaster* (Simon,1888)

59 白银斑蛛 *Argyrodes bonadea* (Karsch,1881)

60 裂额银斑蛛 *Argyrodes fissifrons* O. P. – Cambridge,1880

61 剑额银斑蛛 *Argyrodes xiphias* Thorell,1887

62 三斑丽蛛 *Chrysso trimaculata* Zhu,Zhang et Xu,1991

63 风雅丽蛛 *Chrysso venusta* (Yaginuma,1957)

64 阿氏球蛛 *Theridion adamosoni* Berland,1934

65 三棘齿腹蛛 *Molione triacantha* Thorell,1892

66 七斑肥腹蛛 *Steatoda erigoniformis* (O. P. – Cambridge,1872)

67 黑斑肥腹蛛 *Steatoda nigrimaculata* Zhang et al.,2001

68 弯钩肥腹蛛 *Steatoda uncata* Zhang et al.,2001

69 怪肥腹蛛 *Steatoda terastiosa* Zhu,1998

十一、皿蛛科 **Linyphiidae**

70 草间钻头蛛 *Hylyphantes graminicola* (Sundevall,1830)

71 卡氏盖蛛 *Neriene cavaleriei* (Schenkel,1963)

72 日本盖蛛 *Neriene japonica* (Oi,1960)

73 长肢盖蛛 *Neriene longipedella* (Boes. et Str.,1906)

74 黑斑盖蛛 *Neriene nigripectoris* (Oi,1960)

十二、漏斗蛛科 **Agelenidae**

75 机敏漏斗蛛 *Agelena difficilis* Fox,1937

76 迷宫漏斗蛛 *Agelena labyrinthica* Clerck,1758

77 缘漏斗蛛 *Agelena limbata* Thorell,1879

78 家隅蛛 *Tegenaria domestica* (Clerck,1758)

十三、狼蛛科 Lycosidae

79　鞘熊蛛 *Arctosa vaginalis* Yu et Song, 1988

80　猴马蛛 *Hippasa holmerae* Thorell, 1895

81　查普林豹蛛 *Pardosa chapini*（Fox, 1935）

82　沟渠豹蛛 *Pardosa laura* Karsch, 1879

83　东方豹蛛 *Pardosa oriens*（Chamberlin, 1924）

84　拟环纹豹蛛 *Pardosa pseudoannulata*（Boes. et Str., 1906）

85　细豹蛛 *Pardosa pusiola*（Thorell, 1891）

86　拟水狼蛛 *Pirata subpiraticus*（Boes. et Str., 1906）

87　忠韦德蛛 *Wadicosa fidelis*（O. P. – Cambridge, 1872）

十四、栉足蛛科 Ctenidae

88　田野安蛛 *Anahita fauna* Karsch, 1879

89　茂兰阿纳蛛 *Anahita maolan* Zhu et al., 1999

十五、盗蛛科 Pisauridae

90　星狡蛛 *Dolomedes stellatus* Kishida, 1936

91　白条走蛛 *Thalassius phipsoni* F. O. P. – Cambridge, 1898

十六、猫蛛科 Oxyopidae

92　斜纹猫蛛 *Oxyopes sertatus* L. Koch, 1878

93　条纹猫蛛 *Oxyopes striagatus* Song, 1991

94　盾形猫蛛 *Oxyopes sushilae* Tikader, 1965

95　尖峰猫蛛 *Oxyopes jianfeng* Song, 1991

十七、平腹蛛科 Gnaphosidae

96　亚洲狂蛛 *Zelotes asiaticus*（Bose et Str., 1906）

十八、管巢蛛科 Clubionidae

97　近邻管巢蛛 *Clubiona propingna* L. Koch, 1879

十九、暗蛛科 Amaurobiidae

98　普氏隙蛛 *Coelotes plancyi* Simon, 1880

99　刺瓣隙蛛 *Paracoelotes spinivulva*（Simon, 1880）

二十、栅蛛科 Hahniidae

100　浙江栅蛛 *Hahnia zhejiangensis* Song et Zheng, 1982

二十一、巨蟹蛛科 Heteropodidae

101　狩猎巨蟹蛛 *Heteropoda venatoria*（Linnaeus, 1767）

102　严特巨蟹蛛 *Thelecticopis severa*（L. Koch, 1875）

二十二、蟹蛛科 Thomisidae

103　龚氏杯蟹蛛 *Cupa gongi* Song et Kim, 1992

104　鞍形花蟹蛛 *Xysticus ephippiatus* Simon, 1880

105　波纹花蟹蛛 *Xysticus croceus* Fox, 1937

106　千岛花蟹蛛 *Xysticus kurilensis* Strand, 1907

107 角红蟹蛛 *Thomisus labefactus* Karsch, 1881
108 贵州耙蟹蛛 *Strigoplus guizhouensis* Song et Chai, 1990

二十三、逍遥蛛科 Philidromidae

109 小狼逍遥蛛 *Thanatus miniaceus* Simon, 1880

二十四、跳蛛科 Salticidae

110 波氏缅蛛 *Burmattus pococki* (Thorell, 1895)
111 黑猫跳蛛 *Carrhotus xanthogramma* (Latreille, 1819)
112 角猫跳蛛 *Carrhotus sannio* (Thorell, 1877)
113 长触螯蛛 *Cheliceroides longipalpis* Zabka, 1985
114 眼双管跳蛛 *Cyrba ocellata* (Kroneberg, 1875)
115 锯艳蛛 *Epocilla calcarata* (Karsch, 1880)
116 粗脚猎蛛 *Evarcha crassipes* (Karsch, 1881)
117 黄带猎蛛 *Evarcha flavocincta* (C. L. Koch, 1848)
118 拟白斑猎蛛 *Evarcha paralbaria* Song et Chai, 1992
119 爪格德蛛 *Gedea unguiformis* Xiao et Yin, 1991
120 鳃蛤莫蛛 *Harmochirus brachiatus* (Thorell, 1877)
121 花蛤沙蛛 *Hasarius adansoni* (Savigny et Audouin, 1825)
122 短颌扁蝇虎 *Menemerus brachygnathus* (Thorell, 1887)
123 双条扁蝇虎 *Menemerus fulvus* (L. Koch, 1877)
124 吉蚁蛛 *Myrmarachne gisti* Fox, 1936
125 卡氏金蝉蛛 *Phintella cavaleriei* (Schenkel, 1963)
126 花腹金蝉蛛 *Phintella bifurcilinea* (Bosenberg et strand, 1906)
127 多色金蝉蛛 *Phintella versicolor* (C. L. Koch, 1846)
128 黑色蝇虎 *Plexippus paykulli* (Savigny et Audouin, 1825)
129 条纹蝇虎 *Plexippus setipes* Karsch, 1879
130 毛垛兜跳蛛 *Ptocasius strupifer* Simon, 1901
131 阿贝宽胸蝇虎 *Rhene albigera* (C. L. Koch, 1848)
132 黄宽胸蝇虎 *Rhene flavigera* (C. L. Koch, 1848)
133 蓝翠蛛 *Siler cupreus* Simon, 1889
134 中华跃蛛 *Sitticus sinensis* Schenkel, 1963
135 开普纽蛛 *Telamonia caprina* (Simon, 1903)
136 多彩纽蛛 *Telamonia festiva* Thorell, 1887
137 弗氏纽蛛 *Telamonia vlijmi* (Proszynski, 1976)
138 细齿方胸蛛 *Thiania suboppressa* Strand, 1907
139 东方莎茵蛛 *Thyene orientalis* Zabka, 1985

二十五、拟平腹蛛科 Zodariidae

140 茂兰玛琳蛛 *Malline maolanensis* Wang et al., 1999

二十六、泰莱蛛科 Telemidae

141 董背泰莱蛛 *Telema dongbei* Wang et Ran,1998

142 凉席泰莱蛛 *Telema liangxi* Zhu et Chen,2002

二十七、球体蛛科 Theridiosomatidae

143 科氏纳尔蛛 *Wendilgarda coddingtoni* Zhu et al.,2001

A LIST OF THE SPIDERS OF MAOLAN NATURE RESERVE

Chen Huiming

(Management Bureau of Maolan National Nature Reserve)

Abstract

In this paper, the spider species including 143 species of 84 genera in 27 families of Maolan Nature Reserve were recorded.

Key words: Maolan, Spiders, List

恢 复 生 态

退化喀斯特森林自然恢复的过程和格局*

朱守谦　　陈正仁　魏鲁明

（贵州大学林学系）　　（茂兰国家级保护区管理局）

摘要：对30个不同演替阶段的群落样地，用主分量分析（PCA）进行群落类型划分，用连续带分析构建自然恢复系列。研究了自然恢复过程中群落数量特征，生物量，更新层特征变化过程以及种群的格局和类型，讨论了今后演替进程研究的重点和途径。

关键词：自然恢复　生态学过程　格局　喀斯特森林

半个多世纪以来，随着人口增加，资源开发，经济发展，自然生态系统特别是森林生态系统破坏，退化的速度进一步加快，农业生产环境不断受到严重威胁，退化生态系统恢复重建的研究和实践日益受到国际社会和各国的关注。喀斯特地区由于碳酸盐岩的特殊理化特性及所形成的地貌特征，造成土被不连续、岩石裸露率高、土层浅薄、持水量低。即使在湿润地区，临时性干旱也不时发生，使喀斯特森林成为一种脆弱的生态系统，抗外界干扰的阈值较低，破坏后特别是连续破坏后恢复难度很大。从我国国情和贵州省情看，自然恢复无疑是重要的和切实可行的途径。植被自然恢复本质上就是群落演替问题。人们对于自然恢复的最终结果的认识并没有多大分歧，但对自然恢复的过程和格局却没有详细的了解。本研究旨在着重了解自然恢复过程中生境的变化，个体、种群、群落的变化，测试这种变化的速度和影响因素，确定恢复的程度，以利于喀斯特区植被恢复的宏观决策和具体措施制订。本文着重探讨了自然恢复的过程和格局。

* 本文曾发表于贵州大学学报（农业与生物科学版），2002，21（1）。刘映良、陈泽、宋丹青、张铁军参加了野外调查。

1 地点与方法

研究在贵州省茂兰国家级自然保护区内进行，该保护区是以喀斯特森林及生境为主要保护对象。保护区内部有众多原生性较强的喀斯特森林，而外围由于人为干扰形成不同程度的退化群落，是研究群落演替过程的理想地点。保护区的地理位置、气候、土壤、植被状况详见文献(周政贤，1987)。

采用常规植物群落学调查方法，对不同演替阶段的典型群落(草坡，灌丛，灌木林，乔林等)进行调查，样地面积为600m^2(乔林)，1600m^2(灌木林)，200m^2(草坡)，共30个样地。用主分量分析方法划分群落类型，连续带分析法确定各样地的演替地位，以完成样地空间与时间系列的置换。梯度分析法表述自然恢复过程中种群，群落特征的变化。群落多样性测定用Simpson多样性指数，均匀度、生态优势度计算方法见文献(张金屯，1995；彭少麟，1983)。物种丰富度用群落最小表现面积的物种数表示。生物量测定，乔木层用相对生长关系法(朱守谦等，1995)，灌木、草本层用刈割法实测。

2 结果与分析

2.1 群落类型划分

野外共完成30个样地，其中草本植物群落，灌木林，乔木林样地分别为5，10，15个。基于调查地区植物群落组成复杂，偶见种较多，为便于计算又不损失过多信息量，采用去掉孤种、极少数未能正确鉴定的物种和相对重要值≤2%的物种，按属归并，以样地为实体，树种相对重要值为属性进行主分量分析(PCA)，结果见图1(草本群落因外貌组成截然不同，易于分类故未参加排序)。图中可见25个样地明显可区分为4个森林群落类型和一个灌木林群落类型。采用二次排序方法，对15个森林群落样地进行主分量分析(图2)，排序结果与图1完全一样，表明森林群落类型的划分结果可信。10个灌木林群落二次排序结果(图3)表明组成间差异较大，特别是12，17号样地。综合图1，3和系统聚类结果，灌木林群落可归并为2个类型，它们分别含样地4，6和5，9，26，30，3，27。

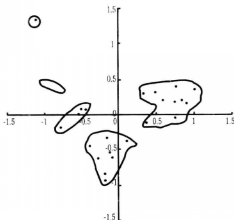


图1 25个乔灌木林样地的PCA排序

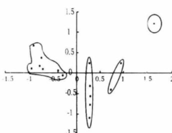


图 2　15 个乔木林样地 PCA 排序

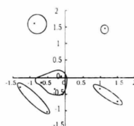


图 3　10 个灌木林样地 PCA 排序

综合数量分类结果可将 29 个样地(12 号样地极特殊未列入)的群落类型划分为:

1. 云贵鹅耳枥,圆果化香,齿叶黄皮林(含样地 20,22,29)
2. 香叶树,香港四照花林(含样地 1,8,11,25,28)
3. 香叶树,朴树,翅荚香槐林(含样地 10,13,16,19,21,23,24)
4. 檵木,香叶树,(黔竹)林(含样地 4,6)
5. 盐肤木,檵木,香叶树林(含样地 3,17,27,5,9,26,30)
6. 五节芒,蕨群落(含样地 2,7,14,15)
7. 青茅,野草莓群落(含样地 18)

2.2　自然恢复系列构建

用连续带分析方法,根据各组成树种在不同演替阶段中出现的频率、优势度、结合树种生态适应幅度的生态特性分析,分别给定各树种以 1 ~ 10 的权重。凡生态幅度较窄的,只在顶极群落中出现而不在先锋群落中出现的顶极适应值为 10。反之,只在先锋群落中出现而不在顶极群落中出现的顶极适应值为 1。其余的居中。各树种的相对重要值与顶极适应值的乘积和即为该样地的连续带指数(100 ~ 1000),其值越大表明越接近顶极森林阶段,按其数值大小可将样地依次排序,构成演替系列(表 1)。

表 1　各样地连续带指数(CI)

样地号	20	29	11	28	25	22	1	8	24	16	10	23	6	19	4
CI	943	831	827	749	733	730	722	697	623	612	599	547	519	504	497
样地号	13	21	5	3	17	26	9	30	27	7	2	15	18	12	14
CI	479	464	436	432	427	404	394	380	357	340	308	308	272	265	265

由表 1 可见群落类型与演替地位基本一致,草本群落及乔林分居系列两端,灌木林居中。各样地在演替系列上定位为研究演替过程和格局提供了基础。为便于过程和格局的表达,根据连续带指数值把演替系列自草本群落到近顶极森林共划分为 6 个阶段,它们的样地组成和连续带指数值见表 2。

表 2 不同演替阶段群落的特征

演替阶段	Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅴ	Ⅵ
含样地号	2,7,14,15 18	3,5,9,17 26,27,30	4,6,	10,13,16,19 21,23,24	1,8,11,25 28	20,22,29
连续带指数	299(27)	404(27)	508(11)	547(61)	746(47)	835(87)
物种丰富度	31.0(8.67)	49.9(10.68)	50.5(6.50)	22.1(6.15)	35.3(3.56)	37.3(2.36)
多样性指数	0.8502(0.013)	0.9005(0.027)	0.8992(0.013)	0.6855(0.099)	0.8905(0.024)	0.9253(0.020)
均匀度	0.4381(0.147)	0.2114(0.044)	0.1769(0.002)	0.1426(0.041)	0.2910(0.196)	0.2775(0.094)
生态优势度	0.1948(0.13)	0.0991(0.03)	0.1009(0.01)	0.3145(0.10)	0.1229(0.02)	0.0732(0.02)
盖度	未统计	0.54(0.13)	0.75(0.05)	0.71(0.07)	0.79(0.06)	0.73(0.12)
密度(株/m^2)	3.71	3.00	2.63	0.20	0.37	0.20
平均胸径(cm)	0.96(0.27)	1.51(0.25)	2.17(0.16)	8.58(2.23)	7.55(1.74)	10.37(0.47)
显著度(m^2/hm^2)	0.0043(0.003)	0.0795(0.046)	0.1547(0.017)	1.0109(0.452)	0.8381(0.127)	0.9791(0.037)
生物量(t/hm^2)	4.30(2.77)	6.42(3.54)	7.74(0.26)	75.95(48.68)	53.30(13.78)	65.84(8.84)
更新层						
物种数	4.8(1.17)	19.7(5.00)	24.0(3.00)	19.3(4.06)	27.6(3.01)	24.5(1.50)
株数/m^2	1.16	1.29	1.65	0.35	0.27	0.31
平均高(m)	0.81(0.43)	1.31(0.34)	1.76(0.01)	0.75(0.19)	0.82(0.07)	0.93(0.15)
平均直径(cm)	0.76(0.36)	1.10(0.28)	1.57(0.05)	0.76(0.19)	0.71(0.03)	0.79(0.12)
常/落	1.33(1.05)	1.45(0.70)	2.00(0.00)	0.87(0.42)	2.70(1.09)	2.92(1.67)
萌芽/实生(%)	68.08(13.62)	66.56(5.31)	73.72(9.01)	60.20(5.61)	61.97(13.52)	50.60(15.01)

括号中数字为标准差。常/落为更新层中常绿树种与落叶树种的种数比例。萌芽/实生为更新层中萌生起源与实生起源株数之比。

2.3 自然恢复的过程

一系列群落特征的变化过程,可以从一个侧面表征自然恢复的生态学过程。

2.3.1 群落物种丰富度

由草本群落的平均 31 种,灌木群落的 50 种左右,到森林群落的 35~37 种,反映出物种丰富度由低到高复又降低的趋势。草本群落因生境严酷及有性、无性繁殖体来源相对不足,故物种丰富度低,且变动大(变异系数 28%)。灌木林群落生境有所改善,物种增多且相对稳定(变异系数 12.9%~21.0%)。进入乔木林阶段,生境分化及种间竞争的加剧,使物种丰富度下降且稳定,变异系数 6%~10%。

2.3.2 群落物种多样性

群落物种多样性指数,呈现由低(0.8502)到高(0.9253)缓慢增加的趋势。而均匀度则是由较高(0.4381)逐步降低(0.1769),至乔木林阶段又复提高(0.2775)。生态优势度变化趋势是

草本群落较高(0.1948),灌木群落较低(0.0991),乔林群落更低(0.0732)。表明自然恢复过程中总的趋势是物种多样性和均匀度提高,生态优势度下降。

2.3.3 群落覆盖度

变化较小,即使在草本群落阶段,混生的乔灌木的盖度很低,但草本的盖度也高达60%~80%。就乔灌木树种的盖度而言,灌木林阶段为54%~75%,乔林阶段为73%~79%。表明自然恢复过程中群落一直保持较高的对地面覆盖,显然这与当地水热条件配合较好利于植物生长有关。

2.3.4 群落密度

群落密度变化趋势是草本群落有较高密度(3.71 株/m^2),灌木林次之(2.6~3 株/m^2),乔木林明显降低(0.195~0.37 株/m^2)。这与乔木林阶段树木个体较大,需较大营养空间有关,而草本、灌木林阶段则反之。且该阶段多萌生植株,一丛多株现象普遍(野外调查时统计了萌条数),株数多,高度、直径小的特征更明显。

2.3.5 群落显著度和生物量

群落的平均直径由草本阶段和灌木林阶段的0.96cm 和1.51~2.17cm,增加到乔林阶段的7.55~10.37cm,显著度(单位面积胸高断面积总和)则是0.0043m^2/hm^2、0.0795~0.1547m^2/hm^2,增加到0.8381~0.9791hm^2/hm^2。群落的生物量则是4.30 t/hm^2、6.42~7.74 t/hm^2增加到乔林的53.30~65.84 t/hm^2。显然群落平均直径,显著度和生物量的变化速度相异,三个指标草本群落和近顶极乔木林群落的比值分别是1:10.8,1:227和1:15.3。显著度的差异最大,是因为草本群落中乔灌木树种个体较小。生物量差异减小是因为草本群落中乔灌木树种生物量虽小而草本植物的生物量并不低。

2.3.6 群落的更新层特征

不同演替阶段群落更新层分析表明,自然恢复过程中,更新层的物种数逐步增加,尤其是由草本群落到灌木群落,由4.8种 剧增至19~24种,之后保持缓慢增加。其数量则由草本群落的1.16 株/m^2 缓慢增加到灌木林群落的1.28~1.65 株/m^2,至乔木林阶段则减少到0.31~0.35 株/m^2。幼苗幼树的高度和直径没有明显的变化,这是与它们在群落中的层次和地位密切相关的。重要的是自然恢复过程中幼树中生活型比例发生规律性的明显变化,即常绿树和落叶树的种数比例单调地增加,由草本群落的1.33 增加到乔木林的2.70~2.90,表征自然恢复早期落叶成分在群落中比重较近顶极阶段为高,而常绿成分的比重则反之 。另一明显变化是更新层中实生苗与萌芽苗数量的比例,由草本群落的68%单调地平缓地下降到近顶极乔木林的50.6%。表明在自然恢复的初期无性更新途径有较重要作用,而在自然恢复后期有性更新途径较为重要。

2.4 自然恢复过程的种群格局

自然恢复过程中,群落的组成结构发生变化,实质上这是物种替代的过程。物种的生物生

态学特性不同，对环境条件的适应能力和种间竞争能力各异，因此，在自然恢复过程中，不同物种呈现出各不相同的分布格局，正如 Ramensky 所论述的，“每个物种是以它自己的方式，依照它本身的遗传、生理以及种群对影响它的环境因子的反应（包括其他物种的影响）而分布着”(R.H.Whittaker,1986)。树种在自然恢复不同阶段中相对重要值的变化能较好地反映这种格局（表 3）。可以看出，这些树种的分布格局可归纳为 3 种类型（图 4a,4b,4c）。

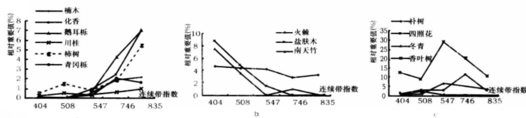


图 4　种群分布格局图

其一，在自然恢复过程中相对重要值呈单调增加趋势，并在近顶极群落中达到最大。如青冈栎、楠木属多种，圆果化香，云贵鹅耳枥、多种海桐等 12 种，它们都是顶极群落中乔木第一或二亚层或灌木层中的常见种。

其二，在自然恢复过程中相对重要值呈单调减少趋势，有的在顶极群落中很少出现或不出现。如火棘，檵木，盐肤木它们都是较喜光的阳性树种。

其三，在自然恢复过程中相对重要值逐步增加又复降低呈钟形曲线分布或不规则分布。如朴树，冬青，香叶树等 6 种，它们在自然恢复各阶段群落中均有出现，有的还占优势，如香叶树，枫香，这除与其生物生态特性有关外，也是人为干扰对其偏爱的结果。

事实上，有些物种的分布格局是具过渡性质的。综合上述几种格局，可以发现在自然恢复过程中，各物种的分布格局反映出一种趋势，即广泛地重叠分布，而分布中心又散布在演替梯度不同位段。虽然人为干扰的无序性使这种分布格局发生了多种变异，但仍可看出这种总的趋势，这是物种生物生态特性以及物种间，物种与环境间相互协调发展的结果。一些常见树种在群落中恒有度的统计也表明：22 个树种中恒有度 0.41～0.60 的占 40.9%，0.61～0.80 的占 22.7%，0.81～0.99 和 0.21～0.40 的各占 13.6%，1.0 的占 9.1%。若以所有组成树种进行统计，则低恒有度的物种比例将剧增而高恒有度的物种比例将更少，意味着物种间分布的重叠和分布中心的分散更明显。

表 3　不同演替阶段中常见树种的相对重要值　　单位：%

演替阶段	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅴ	Ⅵ	恒有度
连续带指数	404	508	547	746	835	
香叶树（*Lindera communis*）	12.14(4.34)	9.00(3.26)	28.67(6.67)	19.97(1.79)	10.66(6.53)	1.00
楠木（*Phoebe* spp.）	0.09(0.19)	0.42(0.08)	0.44(0.54)	1.90(1.42)	2.18(0.62)	0.52
四照花（*Dendrobenthamia* sp.）	1.34(0.94)	2.62(2.62)	2.94(2.20)	11.27(3.09)	3.04(1.95)	0.88
青冈栎（*Cyclobalanopsis glauca*）	0.05(0.13)	0	0.26(0.42)	2.10(2.00)	1.61(2.27)	0.32
圆果化香（*Platycarya longipes*）	0	0	0.91(1.19)	2.46(2.32)	6.89(0.93)	0.36

续表

演替阶段	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅴ	Ⅵ	恒有度
鹅耳枥(*Carpinus* spp.)	0	0	0.33(0.57)	4.32(5.34)	7.19(2.63)	0.44
朴树(*Celtis* spp.)	0.76(0.87)	1.22(1.22)	6.30(3.01)	4.44(1.13)	3.58(2.14)	0.96
柿树(*Diospyros* spp.)	0.48(0.42)	1.46(0.44)	0.95(0.54)	1.61(0.97)	5.47(2.49)	0.84
川桂(*Cinnamomum* spp.)	0.31(0.33)	0.37(0.37)	0.29(0.71)	0.56(0.46)	0.99(1.40)	0.44
枫香(*Liquidambar formosana*)	1.15(1.78)	0	18.76(12.50)	1.96(2.10)	0.34(0.48)	0.64
火棘(*Pyracantha fortuneana*)	4.69(3.59)	4.42(1.40)	4.21(2.53)	2.89(0.49)	3.27(1.94)	1.00
荚蒾(*Viburnum* spp.)	0.58(0.55)	0.46(0.46)	0.09(0.22)	4.19(2.87)	7.38(1.59)	0.64
乌桕(*Sapium* spp.)	0.05(0.11)	0	1.86(1.61)	2.33(1.86)	0.58(0.42)	0.44
盐肤木(*Rhus chinensis*)	8.68(6.76)	4.74(2.59)	1.37(1.45)	0	0	0.56
南天竹(*Nandina domestica*)	7.43(3.24)	3.45(0.13)	0	0.89(0.66)	0	0.52
檵木(*Loropetalum chinensis*)	5.69(9.16)	21.49(2.51)	5.88(14.41)	0	0	0.36
漆(*Toxicodendron* spp.)	0.68(0.86)	0.72(0.72)	0.83(0.97)	1.20(0.73)	2.02(0.78)	0.64
黄皮(*Clausena* spp.)	0.90(0.66)	2.00(1.27)	0	0.30(0.42)	5.43(5.56)	0.56
冬青(*Ilex* spp.)	1.22(1.22)	2.09(1.79)	0.58(0.77)	0.72(0.59)	0.27(0.38)	0.68
卫矛(*Euonymus* spp.)	0.38(0.46)	0.94(0.30)	0.36(0.88)	1.73(1.25)	2.66(2.66)	0.56
野桐(*Mallotus* spp.)	0.44(0.40)	2.12(1.41)	0.78(1.07)	2.90(0.70)	1.13(1.05)	0.68
海桐(*Pittosporum* spp.)	0.08(0.13)	0.42(0.42)	0.50(1.00)	2.77(0.75)	5.97(2.15)	0.52

括号内数字为标准差。

3 讨　论

3.1 从大尺度看群落的自然恢复(进展演替)过程有较大的共性,不论是早期 Clements 的顶极群落学说,还是近代 Whittaker 的顶极格局学说和 Margalef-Odum 新 Clements 学说(徐化成,2001)都从不同的角度表达了群落演替的会聚性,稳定性和区域优势三个核心内容。从小尺度看由于立地的差异,演替过程中环境的变化,特别是人为干扰的种类、强度、频度等的变化,使自然恢复过程呈现复杂多变的特点。在研究地区人为干扰具较大的无序性,对各演替阶段作用的强度也各不相同,使种群的分布格局和自然恢复的生态学过程出现许多"异化"。如香叶树在研究地区各演替阶段群落中的恒有度达 1.0,除与其生物生态特性有关外,和人们对它的直接干扰极少有关。同样,枫香大径级个体在演替中期乔林阶段群落中的出现,显然是人为没有直接干扰(砍伐)的结果。如 19 号样地枫香共 29 株,平均直径 25cm,相对显著度达 82.59%,相对重要值达 40.18%,个别大树高居乔木层之上。显示出演替途径的多样性和演替过程的多变。就演替中植物种的出现顺序而言,不但有替代区系组成模式,也有初始区系模式,乃至平行模式。种群格局上的多种变化使演替过程中群落物种丰富度,物种多样性,生态优势度等特征发生相应的多种变化,在趋势性变化中呈现出波动,这就是自然恢复过程中人为干扰留下的烙印。这些都加剧了演替过程中对机制研究的难度。看来,今后植被自然恢复过程的研究要

更加重视人为干扰特征及其影响的研究。模拟各种人为干扰，如不同强度的砍伐、火烧等的实验定位研究将提供一种较理想的途径。

3.2 群落演替的核心是种群的更替，因此，自然恢复过程中各物种的种群过程研究极为重要。种群过程包含多方面内容，既决定于物种的生物学特性，如生活史特征、种子侵入、定居、竞争能力，种子库特征，生长发育速度等，也决定物种间及物种与环境间的相互作用。如化感作用研究表明，喀斯特区的月月青（*Itea ilicifolia*）、白茅（*Imperata cylindrical* var. *major*）叶水浸液对女贞（*Ligustrum lucidum*）、喜树（*Camptotheca acuminata*）幼苗生长的影响达到极显著程度，且影响其苗高、地径的生长过程。

森林群落演替过程中，无性更新的潜势很大。由于依靠母体营养使无性更新幼体如根蘖条，萌芽条等初期生长快，抗逆性较强，较快地占领生态空间。由于喀斯特生境的严酷，喀斯特森林中这种无性更新潜力充分发挥。如各不同演替阶段群落更新层中萌芽植株与实生植株的比例均在 50%以上，在草本阶段和灌木林阶段高达 70%以上。种群分布格局的研究具有综合性，不同种群在不同演替阶段中重要值的变化，正是物种间和物种与环境间相互作用结果的表现，进一步再从个体生物，生态特性，如对弱光的利用能力，对干旱的适应能力等方面进行研究，有望解释种群格局的成因。综上所述，演替过程的研究要着力于种群和个体层次的研究。

3.3 森林演替的研究途径很多，但是要兼顾可操作性和精确性却一直是困扰研究人员的难题。本研究所用时间系列法有其可操作性强的一面和精确性欠高的一面，因为时间系列法很难确定不同演替阶段群落在起源、发生、发展经历上是同质的。今后要强化实验生态定位研究的方法，以补充、校正、深化时间系列法研究的结果，两者的综合将相得益彰。

THE PROCESS AND PATTERN OF NATURAL RESTORATION IN DEGRADED KARST FOREST

Zhu Shouqian
（Forestry Department of Guizhou University）
Chen Zhengren Wei Luming
（Management Bureau of Maolan National Nature Reserve）

Abstract

Thirty community plots of different succession stages were divided into 7 groups by principal components analysis（PCA）and the series of natural restoration were constituted by continuum analysis. The quantity characters of community, biomass, the character variety of regeneration layer and the pattern of population were studied in the process of natural restoration. The key point and way in succession process studies were discussed in this paper.

Key words: Natural restoration, Process of ecology, Pattern, Karst forests

退化喀斯特群落自然恢复过程研究

——自然恢复演替系列*

喻理飞　朱守谦　　　　魏鲁明　陈正仁　熊志斌

（贵州大学喀斯特生态环境研究中心）　　（茂兰国家级自然保护区管理局）

摘要：把退化喀斯特群落自然恢复演替过程视为群落结构、功能与顶极群落相比由低相似度向高相似度的发展过程。根据相似学原理，将茂兰地区演替系列各群落中所有的种划分为5个适应等级种组，并提出以适应等级种组为相似元，种组重要值为属性，顶极适应值为权重进行相似性分析。研究了依据群落间相似度重构自然恢复群落演替系列的方法。采用有序样本的最优分割法将自然恢复演替过程划分为6个阶段，即草本群落阶段、灌草群落阶段、灌木灌丛阶段、灌乔过渡阶段、乔林阶段、顶极常绿落叶阔叶混交林阶段。分析了各适应等级种组在自然恢复各演替阶段中的变化。讨论了演替途径复杂多样的特点。

关键词：退化喀斯特群落　自然恢复演替系列　阶段划分

退化喀斯特群落自然恢复过程漫长、复杂。不同恢复时期的群落具不同的结构、功能特征，存在不同制约因素，影响恢复过程的进展。对自然恢复阶段的划分，有利于深入分析不同恢复时期的特点，加深对群落自然恢复过程的认识，丰富恢复生态学内容。同时，为经营管理退化喀斯特生态系统、制定加速退化喀斯特生态系统的恢复与重建措施提供依据。

1　研究地点与方法

1.1　研究区概况

研究地点位于贵州南部荔波县境茂兰国家级自然保护区及周边地区，北纬25°09′20″～

* 本文曾发表于山地农业生物学报，1998，17(2)。参加野外调查人员有吴旭、李海、姜吉超、孙云江、刘映良、陈泽、宋丹青、张铁军等。

25°20′50″，东经 107°52′10″～108°05′40″，处于中亚热带范围。除局部地点覆盖少量砂页岩外，主要是由纯质石灰岩和白云岩构成的裸露型喀斯特地貌。土壤为石灰土，土被不连续。年均温 18.3℃，大于 10℃活动积温 5767.9℃，无霜期 315d；全年降水量 1320.5mm，集中分布于 4～10 月；年平均相对湿度 80%。原生性植被为常绿落叶阔叶混交林。现存植被包含自然恢复各阶段的群落类型。

1.2 研究方法

采用以空间系列代替时间序列方法，选择不同自然恢复阶段的群落，设置样地进行群落学常规调查。样地面积根据群落最小表现面积确定，乔林 $600m^2$，灌木、灌丛林 $160m^2$，草本群落 $20m^2$，共调查 50 个样地。

群落中各物种重要值百分率根据下式计算：对乔林、灌木、灌丛林：重要值百分率 =（相对密度 + 相对频度 + 相对显著度）/3；对草本群落：重要值百分率 =（相对频度 + 相对盖度）/2。

根据物种在顶极群落常绿落叶阔叶混交林以及演替系列中的分布及优势地位，将群落中所有物种归并为 5 个适应等级种组（Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ），并分别给定不同的顶极适应值 1，3，5，7，9。顶极适应值反映物种在演替系列中的地位。该值从小至大其地位由早期先锋种逐渐过渡到顶极群落种，即阳性先锋种为 1，顶极群落种为 9，其间为过渡种。所有计算均在计算机上完成。

2 结 果 分 析

2.1 自然恢复的相似性原理

退化生态系统一旦停止干扰，便发生进展演替，向原群落方向发展，其恢复过程可视为与原群落的结构、功能从低相似度向高相似度的发展过程。退化群落自然恢复的终极是与原顶极群落相同的植被型，其外貌、层片、组成结构类同，而不一定是群落组成完全一致的群丛。因此，可用相似性分析来研究自然恢复的程度。根据相似学原理（周美立，1993），相似度可根据系统各相似元的相似程度测定，即由几个相似元值大小所确定。基于恢复群落即使到顶极阶段，其种类组成与原群落仍可能存在某些差异，所以，许多文献中采用各组成物种作为相似元，从组成种类结构分析群落间相似性，判断恢复程度。研究表明，演替地位相同的物种，对群落结构功能形成的贡献类同，故采用表征演替地位的适应等级种组作为相似元，种组重要值百分率为属性进行相似性分析，它不仅考虑种类组成结构的相似性，且反应群落功能的相似性，从而更客观地反应群落自然恢复程度。50 个样地的各适应等级种组的重要值百分率（Ⅳ）见表 1。

当各适应等级种组对群落间相似性影响为平权时，其相似度反映恢复群落间各适应等级种组的组成结构的相似程度，可借用群落系数公式计算：

$$CS = 2W/(a+b) \times 100\%$$

式中：CS 为群落相似度；W 为两群落共有种组的两个重要值百分率中低值的总和；a、b 分别为两群落的各种组重要值百分率总和。

表 1　各适应等级种组重要值百分率(Ⅳ)、自然恢复系数(*CNS*)和各种组的贡献值(*CSG*)

适应等级		样地号																								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Ⅰ	IV	3.43	54.47	24.24	17.76	28.68	19.66	53.30	4.40	29.40	7.28	5.22	51.54	7.16	69.02	83.31	1.26	29.26	78.15	2.66	1.88	6.04	6.77	3.34	6.00	3.10
	CSG.	0.004	0.070	0.031	0.023	0.037	0.025	0.068	0.006	0.038	0.009	0.007	0.066	0.009	0.089	0.107	0.002	0.038	0.100	0.003	0.002	0.009	0.009	0.004	0.008	0.004
Ⅱ	IV	1.54	12.76	31.50	25.06	12.04	30.55	0.00	6.92	39.16	17.01	0.61	6.45	54.27	4.70	0.00	24.57	14.85	0.00	41.97	4.86	44.08	3.17	37.78	11.01	4.70
	CSG	0.006	0.049	0.121	0.100	0.046	0.118	0.00	0.027	0.151	0.065	0.002	0.025	0.209	0.018	0.00	0.095	0.057	0.00	0.162	0.019	0.170	0.012	0.145	0.042	0.018
Ⅲ	IV	31.92	22.23	26.08	30.64	43.99	14.85	44.36	34.78	21.75	35.29	20.00	20.40	20.96	18.83	1.70	29.61	34.61	13.51	29.43	13.91	25.82	23.57	41.99	37.60	24.80
	CSG	0.205	0.146	0.167	0.195	0.282	0.095	0.285	0.223	0.146	0.226	0.128	0.131	0.134	0.121	0.011	0.190	0.222	0.087	0.189	0.89	0.166	0.151	0.269	0.241	0.159
Ⅳ	IV	21.42	7.54	11.01	16.93	9.60	24.07	2.34	23.12	3.55	23.42	25.87	5.31	12.30	6.68	3.50	22.54	12.54	8.34	12.87	10.41	8.83	18.48	8.18	18.04	36.90
	CSG	0.192	0.008	0.099	0.152	0.086	0.216	0.021	0.208	0.032	0.210	0.232	0.048	0.110	0.060	0.031	0.202	0.113	0.075	0.116	0.094	0.079	0.166	0.073	0.162	0.332
Ⅴ	IV	41.69	0.00	7.17	9.49	5.69	10.87	0.00	30.80	6.14	17.00	48.30	16.29	5.30	0.77	11.49	22.02	8.74	0.00	13.07	68.94	14.43	48.01	8.71	27.35	30.30
	CSG	0.481	0.00	0.088	0.110	0.066	0.126	0.00	0.356	0.071	0.196	0.558	0.188	0.061	0.009	0.133	0.254	0.101	0.00	0.151	0.796	0.167	0.554	0.101	0.316	0.350
合计	IV	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
	CNS	0.888	0.333	0.501	0.580	0.517	0.580	0.374	0.820	0.438	0.706	0.927	0.458	0.523	0.297	0.282	0.743	0.531	0.262	0.621	1.000	0.591	0.892	0.593	0.769	0.863

适应等级		样地号																								
		26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Ⅰ	IV	27.49	39.88	4.34	2.63	33.17	13.52	21.25	30.66	64.61	38.20	16.46	76.69	69.16	56.13	20.10	79.89	89.36	20.62	36.32	67.67	35.18	28.42	35.40	18.28	17.80
	CSG	0.035	0.051	0.005	0.003	0.043	0.017	0.027	0.039	0.049	0.049	0.021	0.098	0.089	0.072	0.076	0.103	0.115	0.026	0.047	0.087	0.045	0.036	0.045	0.023	0.023
Ⅱ	IV	25.32	13.88	3.18	6.72	26.89	47.53	35.37	23.3	42.95	0.00	18.9	0.63	3.60	1.47	15.82	3.96	0.00	10.30	13.21	0.00	27.14	19.12	35.06	49.09	11.80
	CSG	0.097	0.053	0.012	0.026	0.104	0.183	0.136	0.090	0.011	0.00	0.073	0.002	0.014	0.006	0.061	0.015	0.00	0.040	0.051	0.00	0.104	0.074	0.135	0.189	0.045
Ⅲ	IV	24.47	38.73	24.87	10.32	28.08	15.87	30.20	26.42	29.21	52.86	27.99	18.82	18.86	35.99	28.93	12.11	10.64	22.34	28.24	19.73	24.94	37.44	16.40	31.16	23.20
	CSG	0.163	0.248	0.160	0.066	0.180	0.102	0.194	0.170	0.187	0.339	0.180	0.121	0.121	0.226	0.250	0.078	0.068	0.143	0.181	0.127	0.224	0.240	0.105	0.200	0.149
Ⅳ	IV	9.68	4.74	27.71	13.40	8.51	15.45	9.98	14.22	2.06	8.94	8.93	3.80	8.38	6.41	13.34	4.04	0.00	8.14	20.06	12.60	2.74	10.16	8.01	0.00	11.40
	CSG	0.087	0.043	0.249	0.120	0.076	0.139	0.090	0.128	0.018	0.080	0.080	0.034	0.075	0.058	0.120	0.036	0.00	0.073	0.180	0.113	0.025	0.091	0.072	0.00	0.133
Ⅴ	IV	12.04	2.77	40.20	66.93	3.35	7.63	3.20	5.36	1.18	0.00	27.72	0.00	0.00	0.00	11.81	0.00	0.00	38.60	2.17	0.00	0.00	4.86	5.13	1.47	35.70
	CSG	0.139	0.032	0.464	0.773	0.039	0.088	0.037	0.062	0.014	0.00	0.321	0.00	0.00	0.00	0.136	0.00	0.00	0.446	0.025	0.00	0.00	0.056	0.359	0.017	0.413
合计	IV	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
	CNS	0.521	0.427	0.890	0.988	0.442	0.529	0.484	0.489	0.313	0.468	0.674	0.256	0.299	0.362	0.593	0.232	0.183	0.728	0.484	0.327	0.396	0.497	0.416	0.429	0.733

研究表明,退化群落恢复初期,群落种类组成中各适应等级种组的比例不同,对退化群落结构功能恢复速度、程度的影响不同。含适应等级 V,Ⅳ 种组较多的退化群落,其结构功能恢复速度、程度远比含适应等级Ⅰ,Ⅱ种组较多的退化群落为高,这表明各适应等级种组对群落功能形成的贡献不同,在相似性分析中具有非平权特点。为此,以各适应等级种组重要值百分率为属性,种组顶极适应值为权重,其乘积为相似元值,计算的相似系数能更客观地反应群落间组成、结构和功能的相似程度。为了简便可直接计算各样地的适应等级种组重要值与顶极适应值的乘积之和作为相似元值进行相似性分析。这与群落连续带指数(CI)概念类同。

计算公式如下:

$$CI = \sum_{i=1}^{n} v_i a_i \qquad CS_{jk} = (CI)_j / (CI)_k$$

式中,CI 为群落连续带指数,v_i 为第 i 个种组的重要值百分率;αi 为第 i 个种组的顶极适应值;CS_{JK} 为样地 j,K 的相似度$(CI)_j$,$(CI)_k$ 为样地 j,k 的连续带指数。

为了表征自然恢复的程度,定义样地连续带指数(CI)与演替系列中最高连续带指数(CImax)之比为自然恢复系数(cns)。即 cns = CI/CImax

它从群落结构和功能方面表征了自然恢复程度。其值越大,说明与原群落相似程度越高,恢复程度越高。同时还分别计算了群落中各适应等级种组的重要值百分率与权重的乘积之和与 CI_{max} 的比值(CSG),并把它定义为各种组对顶极群落结构功能形成的贡献率,也间接表征了它们对自然恢复程度的贡献大小,计算公式为:

$$CSG = v_i a_i / CI_{max}$$

该值越大,对自然恢复程度贡献越大。可以明显看出,$CNS = \sum_{i=1}^{5} CSG_i$。50 个样地自然恢复系数($CNS$)及各种组的贡献值($CSG$)见表 1。

2.2 群落自然恢复演替系列的构建

根据各群落连续带指数或自然恢复系数按其值大小依次排列,可以方便地构建演替系列(表 2)。

表 2 自然恢复演替系列

	42	15	41	18	37	14	38	45	12	34	02	39	35	07	27	46	49	23	09	30	32	05
IVS	47	21	19	03	48	33	26	17	31	40	04	36	44	13	06	43	50	24	10	16	08	
	01	25	28	22	11	29	20															
	42	41	37	18	15	14	38	34	45	02	39	07	46	48	27	49	09	30	12	35	32	44
CNSS	33	47	03	05	26	13	31	17	04	06	21	40	23	19	36	10	43	50	16	24	08	
	25	01	28	22	11	29	20															

注:*IVS* 为以群落相异系数建立的演替系列;· *CNSS* 为以自然恢复系数建立的演替系列;表中数值为样地号。

这种早期形成的方法在许多研究中仍得到应用,并作为各种群、群落参数变化研究的基础。但其方法不能提供更多的信息,特别是在系列的构成过程和途径方面。

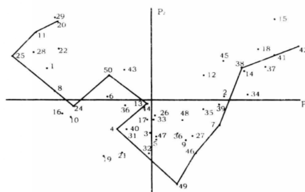


图 1 PCA 排序及自然恢复演替系列

(图中数字为样地号)

笔者研究了一套利用相似系数矩阵,通过样地聚集、聚集团联结、样地定位等步骤构建演替系列的方法,其关键是演替起点群落的确定、中心样地及其聚集和演替主导途径的标定。为了直观,把相似系数矩阵转化为相异系数矩阵,即令 100 - *CS* = 相异系数。

首先,确定起点群落。用 50 个样地作样本单元,各样地各适应等种组重要值百分率(表 1)作变量进行主分量分析(PCA),其结果(表 3、图 1)表明,第一主分量负荷量最大的因子是 Ⅰ,Ⅳ,Ⅴ 种组重要值百分率,第二主分量为 Ⅱ,Ⅲ 种组重要值百分率。这表明第一主分量的两端反映了演替系列的两端,为此,很容易地确定第一主分量 X 坐标值最大者(样地 42)为演替系列起点群落,并称为第一中心样地。

其次,中心样地确定和样地聚集。以第一中心样地为原点,与其相异系数 ≤20.0 为半径进行聚集,该半径内所有样地构成第一个相似聚集团。按下列原则依次构建中心,即在第一聚集团以外,与该聚集团的中心样地相异系数最小的样地为第二中心样地,并同样以其相异系数 ≤20.0 作阈值构建相似聚集团,直到包含所有样地。结果见图 2。

再次,途径标定,样地定位。在 PCA 2 维平面图上,从演替起点群落开始,依次连接第 2,3,4……直到最后一个中心样地的连线,构成了演替的主导途径(图 1)。两中心样地间的样地在系列中的位置是根据 PCA 图中该样地在中心样地连线上的垂直投影点与中心样地的距离大小而定。

表 3 主分量分析结果

特征根	根值	特征向量					累积贡献率(%)
λ_1	2.182	0.634	-0.110	-0.165	-0.548	-0.508	43.6
λ_2	1.463	0.231	-0.647	-0.564	0.173	0.424	72.9

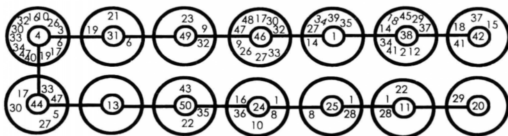


图 2 样地相似聚集图

(图中数字为样地号,小圆内数字为中心样地号,大圆内数字为聚集样地号)

从表 2 可见,两种排序结果大致类同,尤其是在系列的前端和后端。但是这种排序,特别是排序图上演替途径的图示,综合地反应了各样地间适应等级种组重要值的变化趋势,即自然恢复演替系列中,初期阶段Ⅰ种组占绝对优势;中间阶段是Ⅰ种组逐渐减少,Ⅱ,Ⅲ种组逐渐增加;中后阶段是Ⅱ,Ⅲ种组逐渐减少,Ⅳ,Ⅴ种组逐渐增加;终期阶段Ⅴ种组占绝对优势。同时也显示了演替途径的曲折性。干扰程度的不同,复生条件和小生境的差异,树种侵入,定居的随机性是系列构成复杂多变的根本原因。两种排序结果相差较大的样地出现在 PCA 演替途径图中的折线转折点,如样地 44,深入分析这些样地特征和成因,有助于进一步了解演替过程的多变性和复杂性。

2.3 群落自然恢复演替阶段的划分

将演替系列视为有序样本,分别以两个恢复演替系列的样地位序依次将各种组的重要值百分率(IV)和各种组对自然恢复系数贡献率(*CSG*)作为分类元素,采用最优分割方法(张家来,1993),划分退化喀斯特群落自然恢复的演替阶段。划分过程表明,首先可划分为前期、中期、后期 3 个阶段;若进一步划分,前期阶段迅速分化,又趋于稳定,即划分为 4~7 个阶段时,这些样地稳定地分成 2 个集团。后期阶段分化次之,在划分为 5 和 6 个阶段时,稳定地划分为 2 个集团;划分为 7 个阶段时也是分化为 2 个集团,但组合发生变化。中期阶段分化最慢,在划分为 6 个阶段时稳定分化为 2 个集团,说明中期阶段样地间差异不甚明显。综合考虑划分过程中集团组成的变化和稳定性,以及各阶段的生态学意义和特征差异,本文将退化喀斯特群落自然恢复演替分为 6 个阶段,结果见表 4。

表 4 自然恢复演替阶段划分结果

演替阶段	名 称	样 地 号
Ⅰ	草本群落阶段	42 15 41 18 37 14 38 45(42 41 37 18 15 14 38)
Ⅱ	灌草群落阶段	12 34 02 39 35 07 27(34 45 02 39 07)
Ⅲ	灌木灌丛阶段	46 49 23 09 30 32 05 47 21 19 03 48 (46 48 27 49 09 30 12 35 32 44 33 47 03 05 26)
Ⅳ	灌乔过渡阶段	33 26 17 31 40 04 36 44 13 06(13 31 17 04 06 31 40 23 19)
Ⅴ	乔林阶段	43 50 24 10 16 08 01 25 28(36 10 43 50 16 24 08 25 01 28)
Ⅵ	顶极常绿落叶林阶段	22 11 29 20(22 11 29 20)

注:()内数字为对 *CNSS* 最优分割分类结果样地号;()外数字为对 *IVS* 最优分割分类结果样地号。

由表 4 可见,两个演替系列阶段划分过程及结果一致性较高,差异主要出现在灌木灌丛阶段和灌乔过渡阶段,样地归属差异只发生在相邻阶段中,这反映出群落结构与功能地位变化相一致的趋势,即结构决定功能。

各适应等级种组重要值在自然恢复过程中的变化趋势和变化率(表 5、图 3)的基本规律是:

草本群落中居优势的适应等级Ⅰ种组在灌木灌丛阶段迅速下降,之后逐渐淘汰;适应等级Ⅴ种组刚好相反,在灌乔过渡阶段迅速增长,至顶极常绿落叶阔叶混交林中增长率最大,并居优势地位;适应等级Ⅱ,Ⅲ种组在灌木灌丛阶段居主导地位,进入乔林阶段则逐渐淘汰;适应等级Ⅳ在自然恢复前期变化小,乔林阶段增加最快,但顶极常绿落叶阔叶混交林阶段时,比例下降。反应了退化喀斯特群落自然恢复过程是从适应等级Ⅰ种组到适应等级Ⅴ种组的逐步替代过程。这与前述自然恢复演替途径和过程的分析完全一致。

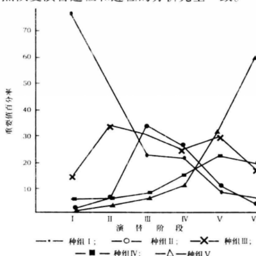


图 3 各适应等级种组重要值变化

表 5 自然恢复演替阶段各适应等级种组变化率

适应等级种组	演替阶段					
	Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅴ	Ⅵ
Ⅰ		-0.139	-0.158	-0.002	-0.078	-0.019
Ⅱ		0.046	0.342	-0.079	-0.206	-0.077
Ⅲ		0.135	-0.028	-0.028	0.020	-0.082
Ⅳ		0.000	0.033	0.099	0.093	-0.061
Ⅴ		0.012	0.028	0.037	0.193	0.240

注:变化率=(后一阶段 IV-前一阶段 IV)/同一适应等级种组 IV 总和。

3 结论与讨论

3.1 把退化群落自然恢复过程视为群落结构、功能与顶极群落的相似性由低到高的发展过程,亦即用相似性原理和方法进行研究是可行的。以适应等级种组作为相似元较以物种作为相似元更为合理,若再以顶极适应值作权重,则更符合客观。群落自然恢复的目标是与原群落的演替地位、结构、功能的趋同,而不是复原原群落所有的组成物种,因而,自然恢复系数

(*CNS*)可作为群落自然恢复程度的指标。

3.2 以相异系数矩阵为基础,通过主分量分析确定演替起点、样地聚集和演替途径标定、样地定位等步骤构建演替系列的方法较传统的用连续带指数直接构建演替系列的方法提供了更多的信息。

3.3 最优分割法对有序样本的分类能克服人为分类的弱点,较好地反映了客观情况。

3.4 自然恢复过程是复杂的,途径不是惟一的,而是多途径的综合。在演替最初阶段同时存在有5个适应等级种组,尽管适应等级Ⅳ、Ⅴ种组数量很少,但随着恢复演替阶段的发展,除少数外来种侵入,演替多数是由群落内部种组间的数量变化决定,如适应等级Ⅰ种组的衰退与Ⅳ、Ⅴ种组的崛起。这证实了Egler(1954)提出的"初始种组成是优势种后来变化的决定因素"(马世骏,1990)的观点。另一种情况下,在自然恢复演替的早期阶段,体现出Horn(1981)提出的"同时发生的、高强度、经常性干扰下,从某一演替起点向多个演替方向发展"(马世骏,1990)的观点,如草本群落并非按灌草阶段,灌丛阶段再到灌木林阶段发展,而是同时分别向灌丛、灌木林发展,灌木林与灌丛具有同等的演替地位。事实上,以火烧、樵采、开垦及弃耕为主要干扰因素作用下的退化喀斯特群落,很难除尽原有群落的繁殖体;退化群落往往镶嵌分布于顶极常绿落叶阔叶混交林中,周围群落中物种繁殖体的侵入是必然的。在早期阶段机会种在开始建立群落时又具有重要意义。进入演替后期乔林阶段,人为干扰大为减少,为促进型演替途径即优势种有序替代。

STUDY ON THE NATURAL RESTORATION PROCESS OF DEGRADED KARST COMMUNITIES
—SUCCESSIONAL SERE.

Yu Lifei Zhu Shouqian
(Research Center Of Karst Ecological Environment, Guizhou University)
Wei Luming Chen Zhengren Xiong Zhibin
(Management of Maolan National Nature Reserve)

Abstract

The natural restoration process of degraded communities in Karst area was considered as a developing process of the similar degree from low to high between the degraded communities and climax community in structure and function. Based on the principle of similarity, the paper dealed with the successional process of degraded communities on the natural condition in Maolan National Nature Reserve. All species of successional stages in the area were divided into five groups of adaptation grade. The similar communities in sere was analysed using the groups of adaptation grade as similar unit, its important value as attribute, and its climax adaptive value as a weight. The successional sere was reconstructed according to the community similarity and six stages were defined with the division method of optimization. The changes of the groups

of adaptation grade in the sere were analysed and the features of diverse and complex successional path were discussed.

Key words: Degraded Karst communities, Successional sere of natural restoration, Divided stages

退化喀斯特森林适应等级种组划分研究

喻理飞　朱守谦　叶镜中　魏鲁明　陈正仁

（贵州大学喀斯特生态环境研究中心）（南京林业大学）（茂兰国家级自然保护区管理局）

摘要：本文以退化喀斯特森林不同演替阶段典型群落样地树种为退化群落自然恢复过程中的核心种，利用对应分析（COA）法，一方面对属性（重要值百分率和群落平均高）进行排序，证实了典型群落样地取样的正确性，另一方面对实体（种群）进行排序，根据种群分布的空间位置，将典型样地中40个核心种分为五个适应等级种组，即先锋种、次先锋种、过渡种、次顶极种和顶极种。对喀斯特森林群落中主要层次出现的核心种以外的归并种，通过分析归并种与核心种种对间联结性和协变关系，将联结性为显著正相关、Spearman秩相关系数值最大种对中的归并种归入核心种所在的种组。

关键词：退化喀斯特森林　自然恢复　种组划分　贵州

群落总是以生境为模板塑造自己（陈大珂，1993）。退化喀斯特群落自然恢复过程是生境与群落生物之间相互促进向顶极方向演变的过程。生境改变必然导致原有与其相适应物种调整、改变自己以适应改变的生境。根据耐性法则（law of tolerence）物种适应能力具有一定范围，超过耐性范围，则被具有适应该生境的其他物种替代。

耐性范围内物种对生境的适应性可理解为物种生长、完成生活史需要与生境供给之间的一致性。某一物种的最适应生存范围内，生境供给满足于该物种需要，物种发挥其遗传潜能，在群落各种群中取得竞争优势，体现在种群多度、高度、优势度上所具有的优势地位；反之，生境供给与物种需要一致性降低，则物种生长不良，变为劣势。此时，另一物种的生长、生活需求与生境供给之间一致性提高，优势地位提高，群落中物种的优势地位从一个物种向另一个物种发生转移，即演替发生。自然恢复演替过程中，生境与群落相互促进，但总体上看，生境变化先于物种变化。不同演替阶段生境供给的质量、数量不同，对应于相同需要的物种也不同。即演替过程是生境供给与植物需要的矛盾运动、发展的过程，其外在表现为物种的替代过程。

喀斯特地区生境是一系列小生境的组合，其生境能供给的范围较大，亚热带优越的水热条件，使能适应该生境范围的物种较多，某一演替阶段与生境相适应的物种不是一个，而是具有

相同或相似需要的一组物种,即同一适应性种组。退化喀斯特群落向顶极群落演替,是适应不同演替阶段生境的各种组优势地位的替代。群落演替实质上是具有不同适应性物种或种组的替代,反映出一组物种的优势地位被另一组物种所替代的过程。因此,弄清各物种在演替中对生境变化的适应特点、适应能力,并对其归组,是研究退化喀斯特群落自然恢复的生态学过程的关键和基础。

1 研究试验区概况

本研究在贵州省茂兰国家级自然保护区内进行。其概况详见"退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究"一文。研究区域的退化群落自然恢复过程分为草本群落阶段、草灌群落阶段、灌丛灌木阶段、灌乔过渡阶段、乔林阶段和顶极群落阶段六个演替阶段(喻理飞,1998)。

2 研究方法

2.1 研究思路

以"空间代时间"方法(钟章诚,1989),选取自然恢复各演替阶段的典型群落,采取常规样地法取样。视典型群落样地中的树种为退化喀斯特森林自然恢复过程中的核心种。核心种群进行重要值和树高计算,利用对应分析法(COA)(Jhon.A 拉德维格,1990)分析各种群在演替不同阶段的分布状况。种群空间位置分布相近者反应对同一演替阶段的生境适应性相近,为同一适应等级种组。

不同演替阶段的喀斯特森林,存在着大量的树种,除核心种外,其余树种统称其为归并种。因归并种与核心种间存在联系,通过测定它们间的联结性和协变性,确定其相关紧密程度,将与核心种种间联结性呈显著正相关,协变性为显著正相关的归并种,归并为该核心种所在的种组。

2.2 研究方法

野外取样调查方法详见"退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究"一文。顶极群落阶段、乔林阶段、乔灌过渡阶段、灌木灌丛阶段、灌草过渡阶段各设1块样地,共5块样地,共2820m^2。草本群落阶段因树种少而不作考虑。退化喀斯特森林群落取样方法同上,共调查50块样地,14400m^2。归并种与核心种对间的联结性检验,用2×2列联表,χ^2 检验法(Jhon.A 拉德维格,1990),归并种与核心种对间协变关系的相对强度采用 Spearman 秩相关系数(Jhon.A 拉德维格,1990)度量。

3 结果与讨论

3.1 核心种适应等级种组划分

3.1.1 各演替阶段群落中核心种群地位变化特征

群落演替是群落主要层次中种群间优势地位的替代。种群地位可通过种群数量、年龄结构、个体分布状况、高度、优势度、生物量等数量指标来体现。选择反映种群数量、分布状况、优势度的综合指标重要值以及体现种群同化层空间位置的平均树高为特征指标，建立退化喀斯特森林自然恢复过程中群落主要层次中核心种群地位变化矩阵(表 1)。表 1 可见，早期阶段，落叶灌木树种居多，在群落中重要值高，优势地位明显，但种群高度低；后期阶段常绿与落叶乔木种群重要值高、种群高度较高，落叶灌木种群地位较低，甚至消退。说明不同演替阶段、因生境差异，导致与其相适应的种群不同，恢复过程是落叶灌木树种优势地位被常绿与落叶乔木种群替代过程。

3.1.2 对应分析排序及核心种的种组划分

以种群为实体，各种群的重要值(*IV*)和平均树高(*H*)为反应群落优势地位的属性，建立各种群在演替过程中优势地位分布矩阵(表 1)。应用对应分析(COA)处理各种群优势地位分布矩阵，分别得出种群(实体)及优势地位指标(属性)的空间位置(图 1)。

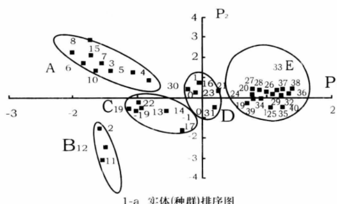
对应分析排序最大优点在于"在一个系统内实体与属性的位置最好地反映了它们的相似格局"(Jhon.A 拉德维格，1990)。图 1 - b 中属性排序即各演替阶段种群重要值、树高的排序，图中反映出同一样地种群重要值与树高靠近，表征同一样地重要值与树高具有较大的一致性变化；第一坐标轴(P_1)的逆向为演替方向，各演替阶段样地由 Ⅰ - Ⅴ 有序排列，印证了预选样地的演替地位的正确性。

图 1 - a 中实体(种群)排序表明，50 个核心种群的空间位置的离散状态可分为 A，B，C，D，E 五个集团。在恢复早期阶段群落中种群分别集中分布于集团 A，B 中，中期阶段群落中种群分别集中分布于集团 C，D 中，但集团 A，B 之间的空间距离较集团 C、D 之间为大，后期阶段种群集中分布于一个集团。重要值和树高因子负荷量分别为 0.632，0.415，说明种群分布受重要值影响比树高大；演替初期阶段(Ⅰ，Ⅱ)种群重要值和树高变化剧烈，对排序结果影响最大，形成两个差异较大的集团 A 和 B，随着群落恢复，种群间重要值和树高变化逐渐减缓，至顶极阶段群落种群间变化最小，分布集中为集团 E，说明演替从初期阶段组成结构的不稳定向组成结构稳定的顶极阶段发展。每一个集团反映出集团内种群对所处演替阶段群落生境的适应，即生境供给与种群需要一致性较高，居优势地位，所以，将集团内的种群归并为同一适应等级种组，并根据集团所处的演替系列中的位置，将集团 A，B，C，D，E 分别命名为先锋种、次先锋种、过渡种、次顶极种和顶极种。各种组特点如下：

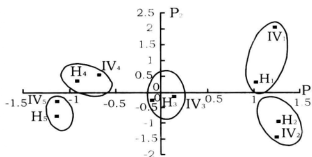
表 1　各演替阶段典型样地种群重要值(Ⅳ)及其平均树高(H)表

序号	树　种	草灌群落阶段		灌丛灌木群落阶段		灌乔过渡阶段		乔林阶段		顶极群落阶段	
		Ⅳ	H(m)	Ⅳ	H(m)	Ⅳ	H(m)	Ⅳ	H(m)	Ⅳ	H(m)
1	悬钩子 *Rubus palmatus*	20.49	0.70	1.23	1.91						
2	金丝桃 *Hypericum chinense*	5.70	0.85	17.43	2.58						
3	全缘火棘 *Pyracntha atalantioides*	73.2	0.77	14.25	2.27	37.62	4.57	9.45	4.66	5.64	5.20
4	盐肤木 *Rhus chinensis*	14.43	0.87	1.11	1.30	4.86	5.38				
5	小果蔷薇 *Rosa cymosa*	25.05	0.95	3.81	1.60	1.23	4.50				
6	木姜子 *Litsea* sp.	7.92	0.80								
7	马桑 *Coriaria sinica*	14.47	1.0								
8	多花木蓝 *Indigofera amblyantha*	24.20	0.76								
9	南天竹 *Nandina domestica*	13.65	1.80	27.57	1.99	11.25	2.94	2.13	5.0		
10	构树 *Broussonetia papyrifera*	10.53	0.76	1.89	1.67						
11	檵木 *Loropetalum chinense*			70.17	1.28						
12	华南吴茱萸 *Euodia austrosinensis*			6.81	2.30						
13	紫珠 *Callicarpa japonica*	9.00	1.00	18.12	2.47	17.04	6.34				
14	香叶树 *Lindera communis*	31.68	0.88	37.02	2.40	76.95	4.89	50.34	4.87	26.55	6.11
15	金樱子 *Rosa laevigata*	17.76	0.80	1.86	1.70						
16	漆树 *Toxicodendron verniciflum*	5.88	1.50	2.52	2.70					5.16	8.50
17	荔波旌节花 *Stachyurus lipoensis*			21.27	2.51			15.06	7.75		
18	湖北十大功劳 *Mahonia confusa*	3.30	0.65	6.15	1.80	1.29	3.00				
19	西照花 *Dendrobenthamia* sp.			1.44	1.20	11.67	3.72	45.99	6.20	2.43	4.50
20	朴树 *Celtis tetrandra*					18.63	7.25	13.65	5.13	17.82	11.5
21	石岩枫 *Mallotus repandus*					17.43	4.47			2.58	4.50
22	小叶女贞 *Ligustrum quihoui*							10.41	5.17		
23	齿叶黄皮 *Clausena dunniana*	2.49	0.80	2.19	1.30	18.93	4.13			2.46	4.50
24	球核荚蒾 *Viburnum propinquum*	3.75	0.60	1.80	2.30			11.61	5.50	21.63	5.31
25	圆果化香 *Platycarya longipes*					3.78	3.44	20.40	7.38	20.40	12.0
26	云贵鹅耳枥 *Carpinus pubescens*					8.88	6.70	2.28	6.00	31.20	8.12
27	巴东荚蒾 *Viburnum henryi*					7.20	3.59	3.78	7.00	5.31	4.50
28	柿 *Diospyros kaki*					4.14	5.85		10.53	7.00	
29	青冈栎 *Cyclobalanopsis glauca*					2.55	3.70	2.73	7.50	14.40	9.50
30	尤叶海桐 *Pittosporum glabratum*					10.17	3.70				
31	粗糠柴 *Mallotus philippinensis*					31.17	7.55				
32	青皮木 *Schoepfia jasiminodora*					7.05	6.17	11.34	8.70		
33	菱叶海桐 *Pittosporum truncatum*							6.75	5.17	21.75	5.10
34	卫矛 *Euonymus alatus*					0.60	5.43	8.01	6.88	2.46	4.50
35	狭叶润楠 *Machilus rehderi*							5.22	5.17	9.50	6.50
36	樟叶槭 *Acer cinnamomifolium*							2.49	7.50	14.16	10.6
37	光叶榉 *Zelkova serrata*							10.59	6.33	8.13	16.5
38	罗浮栲 *Castanopsis fabri*									6.66	9.33
39	薯豆 *Elaeocarpus japonicus*									9.63	5.65
40	美脉琼楠 *Beilschmiedia delicata*									9.69	5.75

注:样地中重要值低于1的树种舍去。



1-a 实体(种群)排序图



1-b 属性(IV、H)排序

图 1 各演替阶段典型样地对应分析排序图

先锋种:悬钩子、构树、马桑、多花木蓝、全缘火棘、盐肤木、小果蔷薇、木姜子。它们对早期生境适应途径多样,适应性强。对水分利用多为高输入低输出高效率型,耐旱性强。光补偿点高,光饱和点高,耐荫性差,平均净光合速率高,生长速度快。为灌木树种,它们的种子小、轻、数量大,多借助风进行传播,可在土壤中贮藏较长时间。个体生长高度低,在演替早期阶段群落中占有优势地位并随演替发展逐渐降低,最终被淘汰。

次先锋种:金丝桃、槛木、羊蹄甲、吴茱萸,对水分利用方式为中输入中输出较高效率型。具有一定的耐荫能力,平均净光合速率中等,由于个体生长高度较低,多属灌木树种。在演替早期阶段群落中能忍耐一定程度蔽荫,随演替发展优势地位提高,在灌木灌丛和灌乔过渡阶段占有较高优势地位,之后逐渐衰退。

过渡种:南天竹、紫珠、香叶树、湖北十大功劳、小叶女贞、荔波旌节花,具有一定的耐旱性,对水分利用多为较低输入中输出较高效率型 。光补偿点较高,对弱光利用能力中等,平均净光合速率较低。它们多为小乔木树种,在演替早期阶段居群落上层,后期阶段则生长于群落中下层。在退化群落自然恢复演替过程中始终保持有一定的地位。

次顶极种:漆树 、石岩枫 、齿叶黄皮、香港四照花、光叶海桐、粗糠柴。对水分利用方式为中输入中输出中效率类型。光补偿点较低,对弱光利用能力较强,平均净光合速率较高。树种个体高大,自然恢复演替过程中其在群落中的地位变化相似于顶极耐荫树种,即早期阶段数量

小、地位低,随演替发展而递增,但却难在群落中居优势地位,顶极群落阶段时居次优势地位。

顶极种:朴树、球核荚蒾、圆果化香、云贵鹅耳枥、青冈栎、青皮木、柿、美脉琼楠、樟叶槭、菱叶海桐、薯豆、光叶榉、卫矛。属顶极耐荫树种,其耐旱适应类型为中输入中输出高效率型;树种光补偿点最低,光饱和点高,耐荫性强,平均净光合速率中等。个体高大,寿命长,种实较大,种子休眠期短或无休眠期,通常在顶极群落下层有足够数量个体。在稳定的演替后期生境中生长良好,却难适应早期阶段剧烈变化生境,其在群落中的地位随演替发展而提高,最终取得竞争优势,为顶极群落中主要种类。

3.2 退化喀斯特群落中树种的联结性、协变关系及种组归并

生物群落中任何两物种因都选择或都避免相同的生境或生境因子,或者都对一般性生物的和非生物的环境具有相同的需求,导致一定的种间关联。具显著正关联的种对,反映两者对生境条件有相同或相似的要求及适应性或生态位分化程度较高,种对同时出现的次数比在独立情况下期望的次数更多,即两种共同出现几率高,反之共同出现几率低。种对间两种群多度的变化关系可用协变关系反应。两种群多度的变化趋于一致增加或减少,则表明两个种以相同的方式对相同生境做出一致反应,即正协变关系,相反,一个种群多度增加而另一个种群多度减少,即为负协变关系,其协变的相对强度可用 Spearman 秩相关系数表示。退化喀斯特森林自然恢复过程中,出现的树种繁多,50 个群落样地调查结果表明,群落主要层次植物重要性百分率大于 2 的有 65 种,其中草本植物 19 种,木本植物 46 种。除核心种外,还有枫香、海舟常山、湖北羊蹄甲、羊蹄甲、金竹、川桂、水麻、黔竹、南酸枣、樱、藤黄檀、翅荚香槐、丝栗栲、蚊母树、圆叶乌桕等 15 个树种为归并种。通过归并种与核心种的种间联结性和协变关系测度,辨识它们的关系,以正确归并种组。

表 2 列出 15 个归并种与核心种的 χ^2 检验为显著正相关的种对有 42 个,这仅反映了两种群同时存在于相同生境的几率高。Spearman 秩相关系数呈显著正相关的种对有 70 个,反映了归并种与核心种多度的变化趋势相同,Spearman 秩相关系数值越大,说明其协变相对强度越大。可分别如下两种情况将种对中归并种归并为核心种所在种组。其一是种对联结性为显著正相关,且 Spearman 秩相关系数值最大,说明归并种与该核心种对生境的适应的相似性最高,归并为核心种所在种组,如枫香归为香叶树所在种组。其二是无联结性显著相关种对时,归并种根据 Spearman 秩相关系数值最大核心种所在的种组进行归并,如樱归并到圆果化香所在种组。根据上述方法,归并结果如下:金竹、金樱子为先锋种,海舟常山、羊蹄甲、水麻为次先锋种,湖北羊蹄甲、枫香、藤黄檀为过渡种,黔竹、南酸枣为次顶极种,圆叶乌桕、翅荚香槐、蚊母树、樱、丝栗栲、川桂为顶极种。

表 2　归并种与核心种种对 χ^2 检验显著性检验及 Spearman 秩相关系数表

核心种	枫香	海丹常山	湖北羊蹄甲	羊蹄甲	金竹	川桂	水麻	黔竹	蚊母树	南酸枣	樱	藤黄檀	翅荚香槐	丝栗栲	圆叶乌桕
全缘火棘	+ 0.33	+ 0.37		0.24							0.21				
盐肤木		+ 0.45		+ 0.42	+ 0.34		+ 0.42					+ 0.42			
马桑		+	0.22									0.28	0.29		
小果蔷薇			0.24		+ 0.43		+ 0.33								
悬钩子			0.32		+ 0.49		+ 0.54								
构树				+								0.23			
多花木蓝															
檵木		+ 0.64		+ 0.46			+ 0.65	+ 0.28							
小叶女贞											+ 0.24				
紫珠	+		0.36		+ 0.36	+ 0.33		+ 0.56				+ 0.50			
南天竹	+	+ 0.39		+ 0.42											0.31
湖北十大功劳			0.36					0.26	0.39	0.29			0.21		0.38
香叶树	+ 0.62														
香港四照花									+ 0.43	0.25					
石岩枫															
齿叶黄皮			0.29					+ 0.33			0.28				
朴树	0.54					+ 0.52			+	+ 0.44					0.44
光叶榉						0.24									
圆果化香						+ 0.39					0.51		0.20		
云贵鹅耳枥						+ 0.45			+ 0.24		0.41				
青冈栎									+ 0.57		0.44		+ 0.43	+ 0.66	
菱果海桐									+ 0.42					0.42	
球核荚蒾 柿									+ 0.48					0.25	
卫矛									+ 0.54	0.22				0.28	
青皮木	0.42									+ 0.38					+ 0.45

注："+"：$p = 0.05$、χ^2 检验为显著正相关；数字表示当 $p = 0.05$、呈显著正相关时的 spearman 秩相关系数。

STUDY ON THE DIVISION OF ADAPT GRADE SPECIES GROUPS FOR DEGADED KARST FOREST

Yu Lifei　　Zhu Shouqian

(Karst Ecological and Environment Research Center of Guizhou University)

Ye Jinzhong

(Nanjing Forestry University)

Wei Luming　　Chen Zhengren

(The Management Bureau of Maolan National Nature Reserve)

Abstract:

In the paper, the tree species which in topical Karst community plots in different succussion stages was called the core species of the nature restoration process for degraded Karst forest. The ordination analysis was used by correspondence analysis (COA). The result showed that, it was correct to select the topical community plot by the ordination of attribute (percent of important value and average height). The space position of core species was confirmed by the ordination of tree population. According to distributing of population, 40 core species was divided into 5 species groups of adapt grade, such as pioneer species, sub-pioneer species, transition species, sub-climax species, climax species. The tree species which in degraded Karst community except to the core species was called the merger species. The interspecific association and covariation between the merger species and the core species was analyzed. According to their relation, the merger species were felled under over 5 species groups of adapt grade respectively.

Key words: Degraded Karst forest, Nature restoration, Division of adapt grade species groups, Guizhou province

退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究*

喻理飞　朱守谦　　叶镜中　　魏鲁明　陈正仁

（贵州大学喀斯特生态环境研究中心）　（南京林业大学）　（茂兰国家级自然保护区管理局）

摘要：研究了贵州茂兰国家级自然保护区退化喀斯特森林自然恢复过程中群落的动态特征。群落组成结构变化体现于不同适应等级种组的变化，恢复的不同阶段各种组的优势地位不同。草本群落阶段与草灌过渡阶段、灌丛灌木阶段与灌乔过渡阶段，常绿落叶阔叶林阶段与顶极群落阶段其居优势地位的种组分别为先锋种，次先锋种和过渡种，次顶极种和顶极种。种组替代规律是先锋种经次先锋种、过渡种最终被次顶极种和顶极种替代。随着退化喀斯特群落自然恢复，群落高度（0.6～16.9m）、盖度（0.29～0.79）、显著度（0.8720～21.8981 cm^2/m^2）逐渐提高，而密度早期增大之后逐渐降低（36328～56116 株/hm^2，56116～2372 株/hm^2）；物种数（16～50）、Shannon－Wiener 多样性指数（0.99～4.72）、均匀度（0.77～0.83）升高而生态优势度（0.16～0.05）降低；群落生物量（3.49～87.45 t/hm^2）逐渐积累增大；萌生株数减少而实生株数增多，群落更新对策由早期阶段无性更新向后期阶段有性更新发展。

关键词：退化喀斯特森林　自然恢复　群落组成与结构　动态　种组

南方喀斯特森林是一种脆弱的生态系统，因人类不合理开发利用，已大面积退化，甚至形成"石漠化"，严重威胁农业生产环境乃至人类生存，退化喀斯特森林恢复与重建意义重大。但由于喀斯特环境特殊性，恢复与重建困难，成为我国南方退化生态系统恢复与重建的难点与重点。

相对于对地带性植被如常绿阔叶林的研究而言，对喀斯特森林的研究甚少，最早可追溯到上世纪 40 年代（郭魁士，1940；侯学煜，1946，1952），研究报道集中于上世纪 80 年代以后时期。80 年代对喀斯特森林顶极群落特点、属性的讨论成为焦点（王献溥，1981；胡舜士，1982；周政贤，1987；方任吉，1988；肖育檀，1988；屠玉麟，1989；吴春林，1991），进入 90 年代，一方面围绕顶

* 本文曾发表于林业科学，2002，38(1)。

极群落结构功能、主要种群动态深入研究(朱守谦,1993,1995,1997;杨汉奎,1991;梁士楚,1992;杜道林,1996;喻理飞,1998a;),另一方面,开展了对喀斯特森林退化原因、过程、生境条件及树种适应性研究(杨继稿,1990;徐樵利,1993;何道泉,1993;张祝平,1993),并提出退化喀斯特森林自然恢复途径和恢复评价(苏宗明,1990;喻理飞,1998b,2000)。但对退化喀斯特森林自然恢复的生态学过程缺乏系统研究,因此,研究恢复过程中群落动态变化,加深对其自然恢复生态学过程的理解,对恢复与重建喀斯特森林生态系统具有重要的理论意义和现实意义。

1 研究区域概况

本研究在贵州茂兰国家级自然保护区内进行。地理位置为东经 107°52′~108°05′,北纬 25°09′~25°20′。年均温 18.3°C,≥10°C 积温 5767.9°C;全年降水量 1320.5mm,集中分布于 4~10 月;年均相对湿度 80%;年均霜日 7.3d;全年日照时数 1272.8h,日照百分率 29%。属中亚热带季风湿润气候,有利于林木生长。区内主要出露岩石为纯质石灰岩和白云岩,属裸露型喀斯特地貌,与常态地貌相比,生境复杂多样,有石面、石沟、石洞、石槽、石缝、土面等多种小生境类型,其生态因子变化很大(朱守谦,1993)。土壤以黑色石灰土为主,土层浅薄且不连续,剖面构型多为 AF-D 型、A-D 型。地表水缺乏,土体持水量低,土壤富钙和富盐基化,pH6.5~8.0,有机质含量高。

保护区多数地段是中亚热带原生性喀斯特森林,其顶极群落为常绿落叶阔叶混交林(周政贤,1987),也有不同退化程度的演替群落,对退化群落自然恢复的研究有很强的代表性。

2 研 究 方 法

2.1 调查方法

本研究采用样地法取样。在各演替阶段设置样地,取样面积分别为:顶极群落样地 30m×30m,乔木样地 20m×30m,灌木样地 16m×10m,草本群落 4m×5m。每个顶极群落样地分为 10 个 6m×15m 乔木样方,在每个乔木样方内设置 1 个 4m×4m,灌木样方和 1 个 1m×1m 草本样方。每乔木样地分为 10 个 6m×10m 乔木样方,在每个乔木样方内设置 1 个 4m×4m 灌木样方和 1 个 1m×1m 草本样方。每个灌木样地分为 10 个 4m×4m,灌木样方 10 个 1m×1m 草本样方。调查记录每个样方内乔、灌木及幼树的种类、数量、胸径、地径、高度、冠幅、盖度,并判定每株树木是实生或萌生起源;草本植物调查其种类、多度、平均高、盖度。共做顶极群落样地、乔木样地、灌木样地、草本群落样地分别为 6,15,25,8 个。

群落生物量按乔木层、灌木层、草本层分别调查。前二者采用样木法,根据调查结果,按树种、层次、胸径、地径选取样木,用收获法测定样木树干(含树皮)、枝、叶的鲜重。乔木层、灌木

层分别获取样木 30,119 株。在每块样地内设置 3 个 1m×1m 草本层样方,采用刈割法获取草本层地上部分鲜重。取样品在 80℃ 恒温烘至恒重,计算含水率并换算成干重。

2.2 分析方法

本研究采用以“空间代替时间”(D. Mueller - Dombois *et al*., 1986)的方法,将 54 个群落样地通过样地聚集、聚集团联结、样地定位等一系列步骤,构建退化群落自然恢复的演替系列,并用最优分割法将退化群落自然恢复过程分为草本群落阶段、草灌群落阶段、灌丛灌木阶段、灌乔过渡阶段、常绿落叶阔叶林阶段和顶极群落阶段六个演替阶段(喻理飞,1998)。

喀斯特地区生境复杂,能适应同一演替阶段生境的物种不是一个而是具有相同适应性的多个物种构成的种组。根据退化群落在自然恢复过程中主要组成物种优势地位的变化,划分适应等级种组,具体方法如下:分别各演替阶段选择一典型样地,以种群为实体,种群重要值和树高为属性,建立种群在群落恢复过程中优势地位矩阵,采用对应分析法(COA)(Jhon A. 拉德维格,1990)进行分析,根据种群空间位置分布状况,划分为先锋种、次先锋种、过渡种、次顶极种和顶极种五个适应等级种组;再根据 54 个样地中所有种群与各种组中树种的联结性和协变关系,分别归为不同种组(喻理飞,1998)。

相对生长关系被广泛运用于群落生物量的估测。采用 $W = a(D^2H)^b$ 的回归式分别建立林木地上部分生物量(W)与树高(H)、胸径($D_{1.3}$)或地径(D_0)的关系式为:

$W_{乔木} = 0.0755(D_{1.3}^2 H)^{0.8941}$　　$r = 0.9872^{**}$, $n = 30$

$W_{灌木} = 0.0495(D_0^2 H)^{0.0740}$　　$r = 0.8842^{**}$, $n = 119$

群落中乔木层、灌木层生物量分别按上述回归式及其相应的株数求得,草本层生物量采用刈割法实测获得。

物种多样性采用以下指标度量:Shannon - Wiener 多样性指数(H'),$H = 3.3219[\lg N - (1/N)(\sum n_i \lg n_i)]$;生态优势度用 Simpson 指数($C$),$C = \sum n_i(n_i - 1)/N(N-1)$;均匀度采用以 Shannon - Wiener 多样性指数为基础的均匀度指标(J),$J = [\lg N - (1/N)(\sum n_i \lg n_i)]/[\lg N - (1/N)(\alpha(S-\beta)\lg\alpha + \beta(\alpha+1)\lg(\alpha+1))]$。式中,$N$ 为物种个体总数,n_i 为第 i 种的个体数,S 为物种数,β 为 N 被 S 整除以外的余数,α 为$(N-\beta)/S$(彭少麟,1996)。

3 结果与分析

3.1 群落组成变化

茂兰喀斯特森林各种组主要树种如表 1。先锋种为阳性树种,具光补偿点、饱和点高,平均净光合速率高,耐旱性强的特点;次先锋种的光补偿点、饱和点较高,平均净光合速率较高,耐旱性较强;过渡种的光补偿点较高,平均净光合速率低,具有一定的对弱光的利用能力,耐旱

性较弱;次顶极种的光补偿点较低、平均净光合速率较高,耐荫性较强,耐旱性较强;顶极种为耐荫树种、光补偿点低、饱和点高、平均净光合速率中等,耐旱性较强。

退化喀斯特群落自然恢复过程中,各种组在群落中的优势地位发生更替(图 1),在早期阶段,先锋种占优势,之后逐渐降低,最终被淘汰,而顶极种则刚好相反。次先锋种和过渡种变化相似,在灌丛灌木阶段和灌乔过渡阶段占优势地位,进入常绿落叶阔叶林阶段衰退,而次先锋种衰退速度快于过渡种;次顶极种在早期阶段变化较小,从灌乔过渡阶段开始优势地位逐渐提高。各种组间的协变关系(Jhon A. 拉德维格, 1990)可反映一个种组变化对另一种组是抑制(负协变关系)或促进(正协变关系)作用。表 2 表明,群落恢复过程中,先锋种与其他种组呈负协变关系,即相互抑制,先锋种的衰退有利于其他种组地位提高,特别是顶极种,而顶极种重要性的提高有利于次顶极种发展却抑制了次先锋种、过渡种发展。因此,种组变化是由先锋种,经次先锋种、过渡种、次顶极种向顶极种逐渐替代。

表 1　各种组主要树种名录

种　组	树　　　种
先锋种	悬钩子 *Rubus palmatus*、马桑 *Coriaria sinica*、多花木蓝 *Indigofera amblyantha*、野桐 *Mallotus tenuifolius*、金樱子 *Rosa laevigata*、全缘火棘 *Pyracantha atalantioides*、盐肤木 *Rhus chinensis*、小果蔷薇 *Rosa cymosa*、木姜子 *Litsea* sp.、构树 *Broussonetia papyrifera*
次先锋种	金丝桃 *Hypericum chinense*、檵木 *Loropetalum chinense*、羊蹄甲 *Bauhinia variegata*、华南吴茱萸 *Euodia austrosinensis*、水麻 *Debregeasia edulis*、海州常山 *Clerodendrum trichotomum*
过渡种	南天竹 *Nandina domestica*、紫珠 *Callicarpa japonica*、香叶树 *Lindera communis*、湖北十大功劳 *Mahonia confusa*、小叶女贞 *Ligustrum quihoui*、枫香 *Liquidambar formosana*
次顶极种	石岩枫 *Mallotus repandus*、黔竹 *Dendrocalamus tsiangii*、齿叶黄皮 *Clausena dunniana*、香港四照花 *Dendrobenthamia hongkongensis*、南酸枣 *Choerospondias axillaris*、光叶海桐 *Pittosporum glabratum*、粗糠柴 *Mallotus philippinensis*、黄杞 *Engelhardtia roxburghiana*
顶极种	朴树 *Celtis tetrandra* subsp. *sinensis*、圆叶乌桕 *Sapium rotundifolium*、黄丹木姜子 *Litsea elongata*、球核荚蒾 *Viburnum propinquum*、圆果化香 *Platycarya longipes*、云贵鹅耳枥 *Carpinus pubescens*、翅荚香槐 *Cladrastis platycarpa*、青冈栎 *Cyclobalanopsis glauca*、青皮木 *Schoepfia jasminodora*、柿 *Diospyros kaki*、美脉琼楠 *Beilschmiedia delicata*、多脉青冈 *Cyclobalanopsis multinervis*、樟叶槭 *Acer cinnamomifolium*、川桂 *Cinnamomum wilsonii*、菱叶海桐 *Pittosporum truncatum*、薯豆 *Elaeocarpus japonicus*、光叶榉 *Zelkova serrata*、掌叶木 *Handeliodendron bodinieri*、罗浮栲 *Castanopsis fabri*、椤木石楠 *Photinia davidsoniae*、黄梨木 *Boniodendron minus*、栾树 *Koelreuteria paniculata*

表 2　各种组 Spearman 秩相关系数表

种组	次先锋种	过渡种	次顶极种	顶极种
先锋种	-0.383	-0.231	-0.699	-0.811
次先锋种		-0.186	0.095	-0.132
过渡种			0.114	-0.017
次顶极种				0.640

3.2 群落结构变化

随着退化群落恢复，群落高度逐渐增加（表3），层次分化逐渐明显。草本群落阶段，仅草本层一个层次，树木个体与草本植物混生，平均高0.6m；草灌过渡阶段开始出现灌木层，但灌木高度低、个体小、盖度低；灌丛灌木群落阶段，形成典型的灌木层和草本层，灌木层发育良好；灌乔过渡阶段，小乔木占据一定优势，形成乔木层、灌木层和草本层，但前两层分化不甚明显；至常绿落叶阔叶林阶段后，乔木层、灌木层、草本层分化明显，在顶极群落中乔木层可达16.7m，多分化为两个亚层。

群落盖度随群落恢复早期阶段逐渐增大，并在灌丛灌木阶段以后趋于稳定（图1）；显著度逐渐增大，但在常绿落叶阔叶林阶段之前，各阶段显著度增长速度相对较小，之后增长迅速，反映了在常绿落叶阔叶林阶段之前的群落恢复过程中以高生长为主，之后为明显的粗生长。

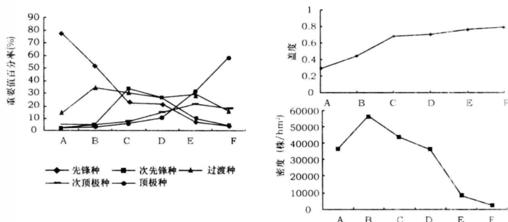


图1　群落组成、盖度、密度变化

A－草本群落阶段；B－草灌群落阶段；C－灌丛灌木阶段；D－灌乔过渡阶段；E－常绿落叶阔叶林阶段；F－顶极群落阶段

群落主要层次密度变化体现了群落水平结构变化（图1）。草本群落阶段，林木个体幼小，可容纳数量大，密度迅速增加，到草灌过渡阶段，密度达到最大，之后随着个体增大，竞争分化剧烈，密度迅速下降，顶极群落阶段个体最大，密度最小。

喀斯特森林退化后，群落无性更新能力强，草本群落阶段萌生株数可达总株数的75.05%，随群落恢复，萌生株数减少而实生株数增大，顶极群落中实生株数可达71.84%。

表3　各演替阶段群落特征变化

群落特征指标	草本群落阶段	草灌群落阶段	灌丛灌木阶段	灌乔过渡阶段	常绿落叶阔叶林阶段	顶极群落阶段
高度（m）	0.6	1.8	4.1	5.4	9.9	16.9
显著度（cm²/m²）	0.8720	2.6731	5.9921	9.6540	12.4034	21.8981
实生株/总株数（%）	24.95	28.89	30.43	34.29	36.63	71.84

退化群落自然恢复过程中,其组织结构变化用多样性指数变化反映(表4)。总体上看,群落恢复趋势向组成物种增多,多样性指数、均匀度指数上升而生态优势度降低的方向发展,说明了退化群落的生境改善是向着顶极群落与喀斯特地貌双重作用形成的复杂多样的生境方向发展,生境资源空间配置更趋复杂。早期阶段,喀斯特生境干旱,变化剧烈,树种较少,多样性指数低。群落恢复到灌丛灌木阶段,早期严酷的生境状况得到改善,大量物种侵入并生存,物种骤增,尽管个体数量分布不均匀,均匀度不高,但群落多样性指数迅速上升,达到一个峰值,之后至灌乔过渡阶段,因种间竞争分化,群落自然稀疏,多样性下降,之后又逐渐增大,至顶极群落阶段为最高值。

表4 各演替阶段群落多样性变化

群落多样性指标	草本群落阶段	草灌群落阶段	灌丛灌木阶段	灌乔过渡阶段	常绿落叶阔叶林阶段	顶极群落阶段
种数	16.9	40.4	55.6	45.6	39.9	50.0
香农指数(H')	0.99	2.36	4.016	3.39	3.85	4.72
均匀度(J)	0.83	0.77	0.78	0.81	0.82	0.82
生态优势度(C)	0.16	0.16	0.12	0.09	0.08	0.05
样本数	8	7	12	10	11	6

3.3 群落生物量变化

随着退化群落自然恢复,群落生物量逐渐积累增大,至常绿落叶阔叶林阶段可恢复到顶极阶段的68.03%(表5)。乔木层生物量在灌乔过渡阶段开始占优势并随之增加。灌木层生物量在草灌过渡阶段开始占优势,至灌丛灌木阶段最高,之后逐渐减小;草本层生物量在草本群落阶段为优势,随之逐渐减退。草本层的消退是群落走向成熟的标志之一。

表5 各演替阶段群落生物量变化

群落生物量(t/hm^2)	草本群落阶段	草灌群落阶段	灌丛灌木阶段	灌乔过渡阶段	常绿落叶阔叶林阶段	顶极群落阶段
乔木层				26.53	56.20	85.90
灌木层		3.23	11.64	3.25	2.52	1.35
草本层	3.49	2.38	1.58	1.44	0.76	0.18
合　计	3.49	5.61	13.22	31.22	59.48	87.43
百分率(%)	4.45	6.43	15.11	35.71	68.03	100

乔灌木生物量逐渐增大,先锋种生物量最小而顶极种最大,各种组生物量呈此消彼长的变化(表6)。各阶段种组生物量的大小反映了其对群落恢复所做贡献大小。先锋种在早期阶段生物量占优势,对早期群落结构建立,功能的恢复起决定作用;次先锋种、过渡种生物量在灌丛灌木阶段和灌乔过渡阶段占优势,对结构简单、功能低下的早期群落向结构功能复杂的顶极群落过渡起关键作用,顶极种和次顶极种集中分布于常绿落叶阔叶林和顶极群落阶段,对维护群落稳定和群落功能起重要作用。

恢复过程中各种组生物量最大值出现的演替阶段不同(表6),先锋种、次先锋种、过渡种生物量最大值分别出现在草灌过渡阶段、灌乔过渡阶段和常绿落叶阔叶林阶段,次顶极种与顶

极种的最大值都出现在顶极群落阶段，但顶极种明显占据优势，这也反映了种组间的替代是从先锋种，经次先锋种、过渡种至次顶极种和顶极种的过程。

表 6 各演替阶段种组生物量变化

	群落生物量(t/hm^2)						
	草本群落阶段	草灌群落阶段	灌丛灌木阶段	灌乔过渡阶段	常绿落叶阔叶林阶段	顶极群落阶段	合计
先锋种	1.36	2.18	2.68	3.05	1.72	0.85	11.84
次先锋种	0.03	0.15	2.82	9.78	5.78	2.83	21.39
过渡种	0.26	0.73	3.25	8.42	16.37	4.99	34.02
次顶极种	0.10	0.12	1.64	2.48	13.10	14.50	31.94
顶极种	0.03	0.06	1.25	2.59	19.23	62.73	85.89
合计	1.78	3.24	11.64	26.32	56.20	85.90	185.08

4 小 结

退化喀斯特群落自然恢复过程中，种组替代规律是先锋种经次先锋种、过渡种最终被次顶极种和顶极种所取代。退化喀斯特群落通过自然恢复总是向结构更复杂、更完善的方向发展，体现于群落物种多样性、高度、盖度提高，密度降低，层次增多，分化明显，显著度增多，生物量积累增加。随群落演替萌生株数减少而实生株数增多，群落更新对策由早期阶段无性更新向后期阶段有性更新发展。

DYNAMICS OF A DEGRADED KARST FOREST IN THE PROCESS OF NATURAL RESTORATION

Yu Lifei Zhu Shouqian
(Research Center of Karst Ecological Environment, Guizhou University)
Ye Jingzhong Wei Luming Chen Zhengren
(Nanjing Forestry University) (Management Bureau of Maolan National Nature Reserve)

Abstract

Dynamics of a degraded Karst forest in the process of natural restoration, Maolan National Nature Reserve in Guizhou province was studied. The structure of adaptive grade species groups was taken to indicate

the change of species composition. The dominator in succession stages was pioneer species in herbaceous and herbaceous -scrub stages, sub- pioneer species and transition species in scrub-shrub and shrub-tree stages, sub-climax species and climax species in evergreen and deciduous broad-leaved forest, and climax stages. The law of species group replacement was that dominance of species groups to be transferred from pioneer species to transition species up to climax species. With natural restoration of degraded karst forest, community height, coverage, dominance were raised gradually , and their range were 0.6 ~ 16.9m, 0.29 ~ 0.79, 0.8720 ~ 21.8981 $cm^2 \cdot m^{-2}$, respectively. Density was increased in early stages, then decreased. Species number(S), Shannan-Wiener index(H′), evenness(J) were increased but ecological dominance(C) was decreased, and their values were 16 ~ 50, 0.99 ~ 4.72, 0.77 ~ 0.83, 0.16 ~ 0.05, respectively. Community biomass accumulated gradually from 3.49 $t \cdot hm^{-2}$ to 87.45 $t \cdot hm^{-2}$. Percentage of seedlings in total trees increased, and community regeneration strategy was that asexual regeneration in early stages changed into seedling regeneration in later stages.

Key words: Degraded Karst forest, Natural restoration, Species composition and structure of community, Dynamics, Species group

人为干扰与喀斯特森林群落退化及评价研究*

喻理飞　朱守谦　　叶镜中　　魏鲁明　陈正仁

（贵州大学喀斯特生态环境研究中心）　（南京林业大学）　（茂兰国家级自然保护区管理局）

摘要：导致贵州喀斯特森林发生退化的原因是火烧、开垦、放牧和樵采。本文提出群落退化度计算方法，选用群落高度、显著度、萌生株比例、生物量和耐荫树种比例5个指标对群落退化进行定量评价，结果表明：退化群落可分为A～F 6个退化等级。在受自然力作用和人为干扰不明显时，顶极群落发生正常的波动（A），在干扰力作用大于波动的振幅时，顶极群落发生明显退化（B～F），群落退化度逐渐增大。群落退化等级与退化群落自然恢复的演替阶段基本一致，生物量的移出和耐荫树种消退是退化的关键因素；火烧、放牧、开垦干扰群落主要分布于退化等级C～F中，樵采多发生于B～C中；4种干扰对退化群落萌生株数影响较大，受火烧、樵采干扰群落多，而受开垦、放牧干扰群落较少；各干扰群落退化度从小至大排序为樵采干扰群落、开垦干扰群落、放牧干扰群落、火烧干扰群落。

关键词：喀斯特森林　人为干扰　退化评价　贵州

1 引　　言

喀斯特环境是一种脆弱环境（袁道先，1988），南方喀斯特森林是一种特殊森林生态系统，其顶极群落为常绿落叶阔叶混交林（屠玉麟，1989；朱守谦，1993，1997；周政贤，1987），一旦发生退化，恢复与重建困难（蔡桂鸿，1988；朱守谦，1997）。南方喀斯特森林的普遍退化，人为干扰是重要原因（彭少麟，1996；徐樵利，1993），其主要形式是火烧、开垦、放牧和樵采，因其性质、作

* 本文曾发表于应用生态学报，2002，13（5）。

用特点不同,导致喀斯特森林退化过程、退化程度、退化群落特征有异。研究人为干扰与群落退化关系,揭示退化规律,寻找主导因素,正确认识退化过程、评价退化程度是研究退化群落自然恢复生态学过程,制定促进退化群落自然恢复措施的重要基础。

2 研究区域概况及研究方法

2.1 研究区域概况

研究在茂兰国家级自然保护区进行。地理位置为东经107°52′10″~108°05′40″,北纬25°09′20″~25°20′50″。出露岩石为纯质石灰岩和白云岩,属裸露型喀斯特。海拔最高1078.6m,最低430m,平均800m。该区属中亚热带季风湿润气候,年均温18.3℃,>10℃活动积温5767.9℃,生长期315d;全年降水量1320.5mm,年均相对湿度80%,年均霜日7.3d;全年日照时数1272.8h,日照百分率29%。土壤以黑色石灰土为主,土层浅薄且不连续,剖面构型多为AF-D型、A-D型。地表水缺乏,土壤富钙和富盐基化,pH6.5~8.0,有机质含量高。核心区内喀斯特森林为原生性较强的常绿落叶阔叶混交林,周边地区各演替阶段的典型群落相对完整。

2.2 研究方法

采用以空间代替时间的方法(D. Mueller-Dombois, 1986),在山体中下部根据群落外貌和组成,分别草本、灌木、乔木群落中分别设置面积为20、160和600m²(顶极群落为900m²)样地,用常规方法调查样地内每株木本植物种名、高度、地径、起源(萌生或实生)等。通过实地调查和访问,确定导致群落退化的主要人为干扰因素。用空间代替时间的方法确定各样地所处的演替阶段。共做样地54个,总面积15854m²。

选择30株乔木,119株灌木分别确定其种名,测定高度、胸径(乔木)、地径(灌木)和生物量,并建立的相对生长模型如下:

$W_{乔} = 0.0755(D^2H)^{0.8941}$, $n = 30$, $r = 0.9872^{**}$

$W_{灌} = 0.0495(D^2H)^{0.07402}$, $n = 119$, $r = 0.8842^{**}$

乔木层、灌木层生物量分别按上述相对生长模型测算,草本层生物量采用刈割法实测。样地生物量为乔木层、灌木层和草本层生物量之和。

群落显著度为样地木本植物地径断面积之和与样地面积之比。群落退化程度用退化度(degraded degree)表示,其计算方法如下:

首先,对各群落上述指标数据按下式进行归一化处理:$X = 1 - (Xi - Xmin)/(Xmax - Xmin)$,得各指标的无量纲标准化数据。其次,采用坐标综合评定法,按下式求算。

$$D_j = \sum_{i=1}^{n=5} W_{ji} \cdot X_{ji}$$

D_j:第j个群落的退化度;

W_{ji}:第 j 个群落第 i 个指标权重值;

X_{ji}:第 j 个群落第 i 个指标归一化数据。

$W_{ji} \cdot X_{ji}$:第 j 个群落第 i 个指标的退化度。

3 结果与分析

3.1 不同人为干扰后退化群落特征及群落退化度

研究区内主要人为干扰活动为火烧、开垦、放牧和樵采。喀斯特森林顶极群落受干扰后，群落结构、功能、生境逆行改变，发生群落退化，其过程可通过不同演替阶段群落特征反应(表 1),从顶极群落阶段到草本群落阶段，群落结构改变，阳性先锋树种增多而耐荫顶极树种减少；群落高度、显著度降低，生态空间缩小，对资源利用程度降低；群落生物量减少，群落功能水平降低；群落更新对策从以有性繁殖为主变为以无性繁殖为主。此外，生境由变化缓和的中生环境改变为变化剧烈的旱期环境。

表 1　不同演替阶段群落特征

演替阶段[1]	干扰因素[2]	高度 (m)	显著度 ($cm^2 \cdot m^{-2}$)	耐荫树种比例(%)	实生株数/总株数(%)	生物量 ($t \cdot hm^{-2}$)
Ⅰ	———	14.57	16.88	62.61	55.90	87.39
Ⅱ	*F*, *Cu*	9.54	12.40	31.52	35.02	60.90
Ⅲ	*F*, *Cl*, *H*, *Cu*	4.63	7.61	10.11	34.15	23.37
Ⅳ	*F*, *Cl*, *H*, *Cu*	3.64	6.19	6.10	33.06	12.74
Ⅴ	*F*, *Cl*, *H*	1.75	2.67	2.89	28.88	4.62
Ⅵ	*F*, *Cl*, *H*	0.56	1.22	1.53	25.55	3.89

1. Ⅰ:顶极群落阶段，Ⅱ:乔林阶段，Ⅲ:灌乔过渡阶段，Ⅳ:灌丛灌木阶段，Ⅴ:草灌群落阶段，Ⅵ:草本群落阶段;
2. *F*:火烧，*Cl*:开垦，*H*:放牧，*Cu*:樵采。

群落退化度是指当一个干扰力作用于森林群落，使群落结构、功能、生境逆行改变，偏离顶极群落的程度。其量化指标根据群落退化特点和测定指标获取的难易程度确定，为群落高度、显著度、萌生株数与总株数的比例、耐荫树种比例和群落生物量。各指标在群落退化过程中所起作用大小不同，其权重可反映这种相对重要性。运用层次分析法，得出上述指标权重值分别为 0.1429,0.1986, 0.1076, 0.2680,0.2829。后二者值高，说明群落生物量移出、耐荫树种消退对群落退化过程影响大、群落反应敏感，而实生株数与总株数比例值小，说明更新对策的改变影响相对较小。

表 2 给出了各群落退化度。由表 2 可见，从顶极群落阶段至草本群落阶段，群落偏离顶极群落的程度越高，其退化度值越大。同一演替阶段的群落退化度多数接近，特别是顶极群落阶段和草本群落阶段。在演替中期阶段少数样地差异较大，主要原因是退化度计算和演替阶段划分的依据不同。如灌乔过渡阶段的样地 19,退化度为 0.38,与顶极群落阶段相近，原因是该样地群落上层保留有 10 株胸径 20～38*cm* 的先锋种枫香，依据组成结构划分演替阶段则接近于灌丛灌木阶段，但根据上述退化指标测算退化度，则因显著度大、生物量高，其值较低，接近顶极群落阶段。总体上看，各演替阶段不同群落退化度是相对一致的，退化度很好地反映了群

落退化的程度。

表 2　各群落样地退化度

演替阶段	Ⅰ					Ⅱ											
样地号	51	52	54	53	29	20	16	11	22	28	8	24	25	43	50	1	10
退化度	0.08	0.23	0.30	0.31	0.35	0.40	0.37	0.45	0.49	0.56	0.60	0.60	0.63	0.64	0.64	0.66	0.72

演替阶段	Ⅲ										Ⅳ											
样地号	36	13	6	17	33	40	4	31	44	26	19	23	21	47	5	9	46	3	48	30	32	49
退化度	0.67	0.81	0.81	0.82	0.83	0.85	0.86	0.87	0.87	0.88	0.38	0.67	0.71	0.85	0.86	0.88	0.88	0.90	0.90	0.91	0.93	0.95

演替阶段	Ⅴ							Ⅵ							
样地号	12	27	35	2	7	34	39	15	14	37	45	18	38	41	42
退化度	0.85	0.90	0.92	0.92	0.94	0.95	0.98	0.88	0.91	0.96	0.96	0.97	0.97	0.98	0.99

3.2　群落退化等级及特征分析

为进一步揭示群落退化过程，以群落样地为实体，群落各指标的退化度值为属性，对 54 个样地进行主成分分析(*PCA*)，第一、二主分量(P_1，P_2)贡献率分别为 88.3%，6.5%，在 *PCA* 排序图(图 1)上根据样地空间位置，将 54 个样地划分为六个退化等级。乔木群落样地分布于 *A* 至 *C*，其中顶极群落阶段的样地全在 *A* 级，灌丛灌木群落样地分布于 *C* 至 *E*，草本群落为 *E* 至 *F*。表明演替阶段与退化等级是基本一致的，也说明了退化度测定和退化等级划分反映了客观事实，是可信的。

不同退化等级的退化度均值反应其退化程度的平均水平，由表 3 可见，从 *A* 至 *F*，退化度增大，群落退化加剧。各指标退化度的百分率与指标权重紧密相关，都反映其对群落退化所起作用的大小，但前者提供了更多的信息。从各指标退化度百分率分布看出，从 *B* 至 *F*，各指标退化度百分率分布与权重分配基本一致，说明退化过程中各指标的作用相似，具有相同的退化规律；但 *A* 则差异很大，显著度、生物量的退化度百分率远高于其权重，特别是生物量为 46.15%。耐荫树种比例和萌生株数比例的退化度百分率则相反，远低于其权重。群落高度退化百分率与权重相似。原因是 *A* 中为顶极群落样地组成，干扰不明显，群落结构完善、功能水平高，自我调节能力强，除生物量稍有移出外，群落组成结构，高度和更新对策变化不大，退化度仅 0.26，可视为是群落结构、功能的正常波动，因此，群落退化过程是在外界干扰压力超过顶极群落正常波动振幅之后明显发生。

3.3　干扰方式与群落退化的相关分析

利用 *PCA* 进行梯度分析。由图 2 可见，同一干扰类型群落样地的空间位置相对集中，受火烧、开垦、放牧干扰的样地主要出现在 *C* ~ *F* 中，受樵采干扰的样地发生于 *B* ~ *C* 中，而在 *A*

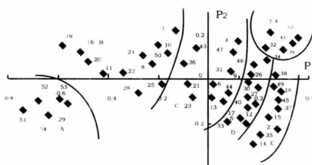


图 1　退化等级划分

中干扰不明显，说明干扰方式与退化等级密切相关。且同一退化等级中常受多种干扰因素的作用。表 4，表 5 中，萌生株数比例退化度百分率变化较大，反映了不同干扰方式作用的特点。开垦和放牧干扰形成相似退化群落特点，*ClC*，*HC* 退化度相近，萌生株数比例百分率小。*ClC* 是开垦后耕种数年弃耕形成，土壤中无性繁殖体缺乏，多为阳性先锋种飞籽侵入，萌生株数较少，仅占 36% ~ 46%，形成 *ClCT*2 集团，但形成灌木林后，易受樵采干扰而萌生株数增多至 60% ~ 80%，形成 *ClCT*1 集团。*HCT* 中在放牧地上发育形成，人们为便于放牧、获取更多牧草，常将土壤中无性繁殖体挖去，但不及开垦破坏严重，群落中萌生株数占 50% ~ 60%。*FCT* 和 *CuCT* 萌生株数比例百分率大。*FCT* 是火烧森林后大量无性繁殖体萌发形成，萌生株数占 90% 以上，退化度最高。*CuC* 分布广，樵采对象是灌木群落至乔木群落，萌生株数形成为 60% ~ 70%，退化度最低。各干扰群落类型的退化度从小至大排序：*CuC* < *ClC* < *HC* < *FC*。

表 3　不同退化等级各群落指标退化度

退化等级	群落高度		显著度		萌生株数/总株数		生物量		耐荫树种比例		退化度	
	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)
A	0.04	15.38	0.06	23.08	0.01	3.85	0.12	46.15	0.03	11.54	0.26	100
B	0.07	13.21	0.10	18.87	0.06	11.32	0.14	26.42	0.16	30.18	0.53	100
C	0.11	14.10	0.14	17.95	0.07	8.97	0.22	28.21	0.24	30.77	0.78	100
D	0.12	13.64	0.17	19.32	0.07	7.94	0.26	29.55	0.26	29.55	0.88	100
E	0.14	15.22	0.19	20.65	0.06	6.52	0.26	28.26	0.27	29.34	0.92	100
F	0.13	13.54	0.19	19.79	0.10	10.42	0.26	27.08	0.28	29.17	0.96	100

表 4　不同干扰类型群落特征指标的退化程度

干扰类型	群落高度		显著度		萌生株数/总株数		生物量		耐荫树种比例		退化度	
群　落	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)
火烧群落类型	0.13	13.83	0.18	9.15	0.10	10.64	0.26	27.66	0.27	28.72	0.94	100
放牧群落类型	0.13	14.44	0.18	20.00	0.07	7.78	0.26	28.89	0.26	28.89	0.90	100
樵采群落类型	0.08	12.31	0.12	18.46	0.07	10.77	0.19	29.23	0.19	29.23	0.65	100

表 5　开垦干扰类型群落特征指标的退化程度

开垦群落	群落高度		显著度		萌生株数/总株数		生物量		耐荫树种比例		退化度	
	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)	均值	(%)
集团 1	0.12	13.48	0.17	19.10	0.08	9.00	0.26	29.21	0.26	29.21	0.89	100
集团 2	0.13	14.94	0.17	19.54	0.04	4.60	0.26	29.89	0.27	31.03	0.87	100
均　值	0.13	14.77	0.17	19.32	0.06	6.81	0.26	29.55	0.27	29.55	0.88	100

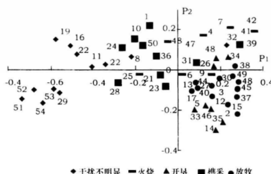


图 2　干扰类型与群落退化度的关系

4　结　　论

4.1　群落退化度是衡量群落偏离顶极状态的程度。可选择群落高度、显著度、萌生株数比例、生物量和耐荫树种比例用坐标综合评定法对喀斯特群落退化程度进行定量评价。生物量的移出和耐荫树种消退是群落发生退化的关键因素和重要标志。

4.2　各自然恢复演替阶段群落退化度大体相近，可用退化度评价各阶段群落的平均退化水平。

4.3　退化群落可分为 *A* ~ *F* 六个退化等级。在受自然力作用和人为干扰不明显时，顶极群落发生正常的波动(*A*)，在干扰力作用大于波动的振幅时，顶极群落发生明显退化(*B* ~ *F*)，从 *B* 至 *F*，群落退化度逐渐增大。群落退化等级与退化群落自然恢复的演替阶段基本一致，表明退化度测定和退化程度等级划分可信。

4.4　不同干扰方式与群落退化相关，退化群落萌生株数受干扰方式影响大，开垦和放牧作用特点相似，形成萌生株数较少，而火烧与樵采干扰产生萌生株数多；*FC*、*HC*、*ClC* 分布于退化等级 *C* ~ *F* 中，*CuC* 多发生于 *B* ~ *C* 中，各干扰群落类型的退化度由小至大排序：$CuC < ClC < HC < FC$。

STUDY ON EVALUATION AND DEGRADE OF KARST FOREST COMMUNITY WITH HUMAN DISTURBANCE

Yu Lifei Zhu Shouqian Ye Jingzhong
(Research Center of Karst Ecological Environment, Guizhou University) (Nanjing Forest University)
Wei Luming Chen Zhengren
(Management Bureau of Maolan National Reserve)

Abstract

Fire, clearage, herd and cut led to Karst forest to be degraded in Guizhou Province. The calculating method of degraded degree of community was proposed and five indexes about height, dominance, percentage of asexual individual, biomass and percentage of shade-tolerate for evaluating community degradation were selected. Degraded communities were divided into six degraded groups (A ~ F). Community structure and function fluctuate normally in climax (A) under nature force or light disturbance. When disturbing force was larger than that of range of community fluctuation, climax community degraded obviously, and degraded degree of communities increased gradually. Degraded groups of communities and succession stages of degraded community nature restoration were similar. The key factor of degraded process was biomass and shade-tolerate species reduced. Fired, herded and cleared communities were distributed in C ~ F, but cut community was in B ~ C. Amount of asexual individual was influenced by disturbance type. The asexual plants in fired and cut community were more than those in cleared and herded communities. Degraded degree of different disturbed community was put in order of value from low to high, as cut community, cleared community, herded community and fired community.

Key words: Karst forest, Human disturbance, Degradation evaluation, Guizhou

喀斯特森林不同种组的耐旱适应性*

喻理飞　朱守谦　　　　叶镜中

（贵州大学喀斯特生态环境研究中心）　　（南京林业大学）

摘要：把土壤－植物－大气视为一个连续体，通过研究喀斯特森林树种不同适应等级种组的吸水潜能、耗水能力和水分利用效率，初步评价各种组的耐旱适应性，结果表明：水分平衡方式因种组而异，先锋种为高输入低输出高效率类型，次先锋种为中输入中输出较高效率类型，过渡种为较低输入中输出较低效率类型，次顶极种和顶极种为中输入中输出中效率类型。先锋种、次先锋种耐旱适应性强于次顶极种和顶极种。落叶阔叶树种耐旱适应性弱于常绿阔叶树种，证实了"喀斯特森林中落叶成分是对干旱的适应"的论断。

关键词：喀斯特森林　种组　耐旱适应性　贵州

南方喀斯特森林是在森林气候背景下，喀斯特地貌上发育的一种特殊的森林生态系统（周政贤，1987）。生境干旱是其最显著的特点。对水分亏缺的适应是喀斯特树种生存、发展的首要前提（周政贤，1987；朱守谦，1993，1997）。退化喀斯特森林自然恢复过程是不同适应等级种组之间的替代过程（喻理飞，1998），种组间耐旱性的差异是重要原因之一。植物耐旱性是复杂的综合性问题，对其认识是一个逐渐深入的过程。对喀斯特区部分树种耐旱解剖特征、水势特征、生长特点的研究已有报道（朱守谦，1993，1997；喻理飞，1998），本文试图从生理生态角度，选择一些指标和参数，探讨种组间树种对水分亏缺适应方式、途径，评价其耐旱适应性，有利于理解和认识种组之间的水分关系，可为恢复与重建喀斯特生态系统的措施的制定提供依据，具有理论和现实意义。

* 本文曾发表于南京林业大学学报，2002，26(1)。

1 研究区域概况

本研究在贵州省茂兰国家级自然保护区内进行。地理位置为东经 107°52′10″～108°05′40″,北纬 25°09′20″～25°20′50″。主要出露岩石为纯质石灰岩和白云岩,属裸露型喀斯特地貌。该区年均温 18.3°C,≥10°C 活动积温 5767.9°C;全年降水量 1320.5mm;年均相对湿度 80%;全年日照时数 1272.8h,日照百分率 29%。属中亚热带季风湿润气候。区内土壤以黑色石灰土为主,土层浅薄且不连续,土体中持水量较低,地表水缺乏,临时性干旱频繁。土壤富钙和富盐基化,pH6.5～8.0,有机质含量高。

研究区域的退化群落自然恢复过程分为草本群落阶段、草灌群落阶段、灌丛灌木阶段、灌乔过渡阶段、乔林阶段和顶极群落阶段六个演替阶段(喻理飞,1998)。喀斯特地区生境复杂,能适应同一演替阶段生境的树种不是一个而是具有相同适应性的多个树种构成的种组。根据退化群落在自然恢复过程各演替阶段树种优势地位的变化和树种种间联结性和种间协变关系,划分为先锋种、次先锋种、过渡种、次顶极种和顶极种五个适应等级种组(喻理飞,1998)。自然恢复早期阶段以灌木树种构成的先锋种和次先锋种为主,落叶树种占 90% 以上;恢复的后期阶段,以高大乔木树种构成的顶极种和次顶极种为主,落叶成分占 40%～45%;以灌木和乔木树种构成的过渡种在恢复中期较多,落叶成分可达 70%。

2 研究思路及方法

研究的基本思路是以树种为研究对象,把土壤－植物－大气视为一个连续体,水分在土壤的根际区,植物体和大气圈较低层构成的连续体中传递,其中心环节是树种,核心问题是水分的动态平衡,表现形式是植物的吸水潜能高低,向大气散失水分的多少,对水分利用效率高低。因此,选择树种水势、蒸腾强度、蒸腾系数等参数表征植物吸水、失水能力、水分利用效率。

喀斯特森林树种水势年变化中,夏季变化最明显,正是这种幅度较大的变化过程,较充分反映出树种对生境水分变化的适应能力,故选择夏季测定树种耐旱生理指标。于 1997 年 8 月 20～25 日分别选取各种组的树种,在群落中实测各种生理指标。采用压力室法测定枝条水势;ZHT 蒸腾仪测定叶片蒸腾强度;测定时间分别为 6:00,12:00,18:00,每次每样品测定 3 次;QGD－7 型红外 CO_2 分析仪不离体测定叶片净光合速率,从 6:00 至 20:00,每隔 1 小时测定一次。样品为树冠中部枝条和叶片。蒸腾系数为每生产 1g 干物质所需要的水分。光合作用固定 1 g $CO_2 \approx 0.67$g 干物质(W. 拉夏埃尔,1985)。

3 结果与讨论

3.1 树种水分特征

植物体的总水势是植物体内水分状态瞬息变化的最好尺度(B.Slavik,1986)。平均水势表达了树种吸水潜能的平均水平,最低水势(负值最大)反映了树种最大吸水潜能;水势极差则反映树种可从生境中吸水的范围大小和调节能力,即树种对水分的适应范围。极差越大,说明树种适应生境水分变化能力越强。蒸腾作用是树种失水的主要形式。平均蒸腾速率、最大蒸腾速率和夏季平均耗水量可反映树种蒸腾耗水能力强弱。树种水分消耗与生产力的关系可用蒸腾系数表示,它反映了树种对水分的利用效率。喀斯特森林群落主要树种吸水潜能、蒸腾耗水能力、水分利用效率见表1。

3.2 种组耐旱适应性

对表1中参数进行主分量(PCA)排序并进行梯度分析(图1)。第1主分量(P_1)贡献率为55.9%,前2位主分量(P_1、P_2)累积贡献率为83.7%。P_1 反映树种蒸腾耗水能力和水分利用效率,其值大,树种蒸腾耗水能力强和水分利用效率高。P_2 反映树种吸水潜能,其值小(即负值大),树种吸水潜能高。

表1 喀斯特森林树种耐旱适应性参数

种组[1]	树种[2]	水势(MPa)			蒸腾速率($g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$)		耗水量	平均净光合速率	蒸腾系数
		均值	最低值	极差	均值	最高值	($kg \cdot m^{-2}$)	($mgCO_2 \cdot dm^{-2} \cdot H^{-1}$)	$g \cdot g^{-1}$(干)
CS	1	-1.229	-0.928	-0.628	103.40	209.16	148.89	9.46	163.10
	2	-0.543	-0.864	-0.628	129.16	139.12	185.99	8.15	236.42
	3	-1.009	-1.380	-1.089	105.79	148.93	152.29	2.96	533.23
	4	-0.886	-1.468	-1.164	92.30	135.97	123.91	2.11	651.63
	5	-0.956	-2.127	-1.660	215.87	311.53	296.45	3.93	820.87
	6	-1.208	-1.825	-1.221	197.44	230.98	284.32	5.16	571.33
	7	-1.569	-2.090	-1.042	187.33	326.72	256.80	5.98	467.32
	8	-1.725	-1.802	-0.153	231.93	335.27	334.04	8.33	415.51
	9	-0.687	-1.255	-1.136	190.92	206.67	274.93	5.89	483.80
	10	-1.011	-1.770	-1.519	407.34	580.03	586.57	6.42	946.85
	11	-1.257	-1.772	-1.031	430.00	656.41	619.20	6.15	1043.05
	12	-1.243	-1.927	-1.368	312.70	399.61	450.28	4.96	940.95
SCS	13	-0.764	-0.816	-0.099	97.08	133.96	139.79	3.10	467.23

续表

种组[1]	树种[2]	水势 (MPa)			蒸腾速率 (g·m⁻²·h⁻¹)		耗水量	平均净光合速率	蒸腾系数
		均值	最低值	极差	均值	最高值	(kg·m⁻²)	(mgCO₂·dm⁻²·H⁻¹)	g·g⁻¹(干)
	14	-1.289	-1.560	-0.543	221.05	247.55	318.31	6.10	540.77
	15	-0.665	-0.794	-0.258	143.28	266.28	206.33	5.55	385.67
	16	-1.123	-1.755	-1.264	382.03	405.77	551.56	4.71	1210.60
	17	-1.489	-2.299	-2.070	271.70	410.82	391.25	8.58	472.81
TS	19	-0.893	-1.623	-1.460	139.36	203.68	200.67	4.36	477.27
	18	-0.752	-0.961	-0.549	272.67	356.17	392.64	4.59	887.61
	20	-0.855	-1.062	-0.414	335.28	374.65	482.80	5.77	867.12
	21	-0.856	-1.161	-0.498	186.14	260.01	268.04	4.80	579.28
SPS	22	-0.950	-1.507	-1.115	227.69	300.44	327.88	6.35	535.18
	23	-0.849	-1.310	-0.922	144.15	191.91	207.58	4.41	488.42
PS	24	-1.376	-2.203	-1.865	63.50	141.78	91.44	8.77	108.09

1)种组(下表相同):CS: 顶极种; SCS: 次顶极种; TS: 过渡种; SPS: 次先锋种 PS:先锋种 。2) 树种:1 樟叶槭(*Acer cinnamomifolium*),2 掌叶木(*Handeliondendron bodinieri*),3 润楠(*Machilus* sp.),4 青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*),5 椤木石楠(*Photinia davidsoniae*),6 多脉青冈(*Cyclobalanopsis multinervis*),7 球核荚蒾(*Viburnum propinquum*),8 卫矛(*Euonymus alatus*),9 猴樟(*Cinnamomum bodinieri*),10 圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*),11 圆果化香(*Platycarya longipes*),12 朴树(*Celtis tetrandra*),13 光叶海桐(*Pittosporum glabratum*),14 菱叶海桐(*Pittosporum truncatum*),15 石岩枫(*Mallotus repandus*),16 粗糠柴(*Mallotus philippinensis*),17 黄杞(*Engelhardtia roxburghiana*),18 枫香(*Liquidambar formosana*),19 香叶树(*Lindera communis*),20 紫珠(*Callicarpa japonica*),21 黄檀(*Dalbergia hupehana*),22 金丝桃(*Hypericum chinense*),23 檵木(*Loropetalum chinense*),24 金樱子(*Rosa laevigata*)。

先锋种分布与其他种组空间分布距离较大。顶极种吸水潜力较强,但常绿阔叶树种之间、落叶阔叶树种之间相对集中,落叶阔叶树种蒸腾速率和夏季耗水量较大,而常绿阔叶树种则较小。次先锋种、过渡种和次顶极种种组内树种间分布位置相对集中。总体上看,种组内树种间耐旱适应性特征相似,属同一类型。种组间树种相对离散,种组间差异较大,为不同类型。采用坐标综合评定法(顾万春,1984)分别对树种吸水潜能、蒸腾耗水能力、水分利用效率及耐旱适应性进行综合评定(表 2),$\sum Pi^2$ 值越高,表示树种耐旱适应性越强,反之亦然。先锋种、次先锋种值高,顶极种、次顶极种次之,过渡种最低,其原因可能与树种生活型相关。先锋种、次先锋种以落叶灌木树种为多,个体小、吸水潜力高而耗水量低;次顶极种、顶极种以常绿与落叶乔木树种构成,个体大,蒸腾耗水量大,而吸水能力较强;而以灌木、乔木树种共同构成的过渡种的耐旱适应性最弱。从水分平衡的类型看,先锋种吸水潜能高,耗水能力低和水分利用效率高,属高输入低输出高效率类型;次先锋种吸水潜能中等,耗水能力中等和水分利用效率较高,为中输入中输出较高效率类型;过渡种吸水潜能较低、耗水能力中等和水分利用效率较低,为较低输入中输出较低效率类型;次顶极种吸水潜能中等、耗水能力中等、水分利用效率中等,为中输入中输出中效率类型;尽管顶极种与次顶极种属同一类型,但比次顶极种具更高的吸水潜能,耗水能力和利用效率。先锋种和次先锋种以吸水潜能高、耗水能力低和水分利用效率高,即高输入低输出高效率的水分平衡方式适应于生境干旱严酷,水分胁迫压力很大的演替初期阶段环境,其他种组树种难以生存。演替中后期阶段,受林内环境影响,水分胁迫压力减小,因对光照条件适应的差异,先锋种和次先锋种优势地位逐渐减弱,而以吸水潜能中等、耗水能力中等、水分利用效率中等,即中输入中输出中效率的水分平衡方式的次顶极种和顶极种占优

表 2　喀斯特森林各适应等级种组耐旱适应性评价

种组	生活型[1)]	吸水潜能 水势(-MPa) 均值	最低值	极差	$\sum Pi^2$	蒸腾耗水能力 蒸腾速率($g/m^2 \cdot h$) 均值	最高值	耗水量(kg/m^2)	$\sum Pi^2$	水分利用效率 蒸腾系数(g/g)	$\sum Pi^2$	综合评定 $\sum Pi^2$
CS	E	1.090	1.527	0.969	0.139	161.57	227.15	228.62	2.29	482.58	0.66	4.35
	D	1.170	1.823	1.306	0.183	383.35	545.35	552.02	0.47	976.95	0.21	2.51
	平均	1.110	1.601	1.053	0.150	217.01	306.70	309.47	1.84	606.17	0.55	3.89
SCS	E	1.027	1.189	0.321	0.078	159.06	190.76	229.050	2.37	504.00	0.64	3.79
	D	1.092	1.616	1.197	0.157	265.67	360.96	383.05	1.46	689.69	0.47	3.50
	平均	1.066	1.445	0.847	0.125	223.03	292.88	321.45	1.83	615.42	0.54	3.62
TS	E	0.893	1.623	1.460	0.154	139.36	203.68	200.67	2.45	477.27	0.67	4.66
	D	0.821	1.061	0.487	0.061	264.70	330.28	381.16	1.53	778.00	0.39	2.53
	平均	0.839	1.202	0.730	0.084	233.36	298.67	336.04	1.76	702.82	0.46	3.06
SPS	平均	0.900	1.409	1.018	0.118	185.93	246.18	267.73	2.12	511.80	0.63	3.93
PS	平均	1.376	2.203	1.865	0.254	63.55	141.78	91.44	2.99	108.09	1.00	6.52

1) 生活型：E—常绿；D—落叶。

势。种组间耐旱适应性差异是对群落生境中水分胁迫的总体反应，是趋同适应的结果。

3.3　种组内不同生活型树种耐旱适应性

相同种组内树种间存在一定的差异(图 1、表 1)，特别是顶极种内树种的差异较大，常绿树种和落叶树种分别相对集中，反映出相同种组内树种之间耐旱适应性强弱和方式的差异，明显地表现于不同生活型树种之间的差异(表 2)。总体上看，落叶阔叶树种耐旱适应能力低于常绿阔叶树种，以较低吸水潜能、较高的蒸腾耗水能力和较低的水分利用效率适应喀斯特干旱生境。落叶与常绿树种因叶角质层厚度、气孔密度等形态解剖特征的差异，分属不同类型，这是其耐旱适应性存在差异的重要基础。对同一群落乔木层树种生长过程研究表明(朱守谦，1995)常绿树种与落叶树种的树高生长速度相似，但胸径连年生长量常绿树种大于落叶树种，也反映了常绿树种耐旱适应能力更强。

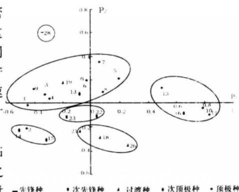


图 1　树种耐旱适应性梯度分析

在南方喀斯特区，因土体保水能力低，临时性干旱频繁，成为植物生长的限制因素之一。在降雨丰沛、降雨频率较高的夏季，临时性干旱易于被缓解，对落叶树种并未造成严重的水分胁迫，因而能繁茂生长。但在降雨很少

的冬季,严重的水分胁迫压力,导致树种以落叶方式减少蒸腾耗水以维持体内水分平衡。这从树种耐旱适应性强弱和方式的角度,证实了"喀斯特森林中落叶成分是对干旱的适应"(张宏达,1984)的论断。

4 结 语

喀斯特森林种组间具有不同的水分平衡方式和耐旱适应性;同一种组内落叶树种耐旱适应性低于常绿树种。这些结论对于加深对退化喀斯特森林恢复过程中不同种组替代规律的理解,具有一定的意义。喀斯特区小生境复杂,树种对水分不足的适应是多途径多方式的,树种生存与发展是通过形态、解剖、生理、生化等方面综合适应的结果,因此将考虑上述各因素、用实验生态学的方法,对树种耐旱适应机理进行深入研究。

THE ADAPTABILITY OF DROUGHT-TOLERANCE FOR DIFFERENT SPECIES GROUP IN KARST FOREST

Yu Lifei Zhu Shouqian Ye Jingzhong
(Research Center of Karst Ecological Environment, Guizhou University)(Nanjing Forestry University)

Abstract

As a continuum of soil-plant-atmosphere, tree species sopping potential, consume water ability, using efficiency of water were studied, and the drought-tolerance adaptability of species groups of adaptation grade in Karst forest was evaluated .The results shows as follows: there were different water balance ways for different species groups, pioneer species with high input, low output, high efficiency; sub-pioneer species with middle input and output, higher efficiency; transition species with lower input, middle output, lower efficiency; sub-climax and climax with middle input and output as well as efficiency. The adaptability of drought-tolerance for pioneer and sub-pioneer species were higher than of sub-climax and climax species .The adaptability of drought – tolerance of deciduous broad-leaved trees was lower than of evergreen broad-leaved tree. The judgment that deciduous broad-leaved tree in Karst forest adapted in dry habitat was proofed.

Key words: Degraded Karst forest, Species group, Adaptability of drought-tolerance, Guizhou province.

退化喀斯特森林自然恢复评价研究*

喻理飞　朱守谦　　叶镜中　　魏鲁明　陈正仁

（贵州大学喀斯特生态环境研究中心）　（南京林业大学）　（茂兰国家级自然保护区管理局）

摘要：在研究贵州茂兰国家级自然保护区退化喀斯特森林自然恢复过程中群落组成、结构、功能变化的基础上，提出了退化群落恢复潜力度、恢复度和恢复速度3个评价指标和计算方法，分析了退化群落在自然恢复过程中群落高度、盖度、实生株/总株数、组成结构、显著度、生物量等特征指标的恢复潜力度、恢复度和恢复速度的变化，并进行综合评价。结果表明：低一级演替阶段群落向相邻更高一级演替阶段群落恢复的潜力度最高，群落自然恢复是由低级阶段向高级阶段顺序替代过程；早期阶段恢复潜力度较高、恢复度低、速度慢，中期阶段恢复潜力度高、恢复度中等、速度快，后期阶段恢复潜力度低、恢复度高、速度慢。群落整体恢复速度低于群落各特征指标恢复速度。在群落各特征指标中，群落高度、盖度、实生株/总株数、组成结构、显著度的恢复速度高于生物量恢复速度，即群落结构恢复快于群落功能恢复。群落自然恢复对策的变化是由早期更新对策向中期结构调整对策至后期结构功能协调完善对策更替。退化喀斯特森林自然恢复40～50年可有较为正常的组成、外貌和结构，但要达到功能完全恢复则需时很长。

关键词：退化喀斯特森林　自然恢复　恢复潜力度　恢复度　恢复速度

喀斯特区是一种生态环境脆弱区。喀斯特森林是一种脆弱的生态系统，因不合理利用，引发水土流失，导致生境退化，甚至形成“石漠化”，严重威胁农业生产环境乃至人类生存。退化喀斯特森林的恢复与重建意义重大。

退化群落自然恢复实质是群落进展演替。对我国南方退化喀斯特群落研究可追溯到20世纪40年代（侯学煜，1946，1952；郭魁士，1940），半个世纪以来，对喀斯特森林顶极群落的特点、属性、退化原因、过程，生境条件及树种适应性，种群及更新特征，结构功能的研究较多，并

* 本文曾发表于林业科学，2000，36(6)。

提出了退化群落自然恢复途径(王献溥,1981;胡舜士,1982;肖育檀,1988;方任吉,1988;徐樵利,1993;梁士楚,1992;朱守谦,1987,1993、1995,1997;张家来,1993;张祝平,1993;杨继镐,1990;杜道林,1996;杨汉奎,1991)。但对退化群落自然恢复评价缺乏研究。因此,在阐明退化喀斯特群落自然恢复的生态学过程基础上进行恢复评价研究具有理论和实践意义。

1 研究区域概况

本研究在贵州茂兰国家级自然保护区内进行。地理位置为东经 107°52′ ~ 108°05′,北纬 25°09′ ~ 25°20′。区内主要出露岩石为纯质石灰岩和白云岩,属裸露型喀斯特地貌。年均温 18.3℃,≥10℃ 积温 5767.9℃;全年降水量 1320.5mm,集中分布于 4 ~ 10 月;年均相对湿度 80%;年均霜日 7.3d;全年日照时数 1272.8h,日照百分率 29%。属中亚热带季风湿润气候,有利于林木生长。土壤以黑色石灰土为主,土层浅薄且不连续,剖面构型多为 AF-D 型、A-D 型。地表水缺乏,土体持水量较低,土壤富钙和富盐基化,pH6.5 ~ 8.0,有机质含量高。

保护区多数地段是中亚热带原生性喀斯特森林,为常绿落叶阔叶混交林(周政贤,1987),也有不同退化程度的演替群落,对退化群落自然恢复的研究有很强的代表性。

2 研 究 方 法

本研究采用以“空间代替时间”(D. Mueller-Dombois et al.,1986)的方法,建立退化群落自然恢复的演替系列。在分析群落组成、结构、功能变化的基础上,提出评价退化群落自然恢复的 3 个指标,即退化群落自然恢复的潜力度(restoration potentiality, *RP*)、恢复度(restored degree, *RD*)和恢复速度(restoration speed, *RS*)。

潜力度(*RP*)计算借用相似度系数公式(王伯荪,1987)计算,

$$CS = 2C/(A + B) \quad (1)$$

式中:*CS* 为群落更新库中幼苗库或土壤种子库的组成结构与更高演替阶段群落组成结构之间的相似度系数,即幼苗库的潜力度(RD_{sl})或土壤种子库恢复的潜力度(*RDs*),*A* 为幼苗库或土壤种子库各种组的株数百分率总和,*B* 为更高演替阶段的群落组成结构各种组的株数百分率总和;*C* 为 *A* 和 *B* 中共有种组中株数百分率低值的总和。

恢复度(*RD*)分两部分计算:一部分是以各群落结构功能特征指标为相似元,采用下式计算各相似元恢复度,

$$RD_i = (X_{ij} - X_{i(min)})/(X_{i(max)} - X_{i(min)}) \quad (2)$$

式中:RD_i 为第 i 个相似元的恢复度;*Xij* 为演替系列中第 j 个群落第 i 个相似元指标,X_i(min)为第 i 个相似元中的最小值,X_i(max)为最大值。

! 另一部分为群落组成结构恢复度,借用(1)式计算,式中 *CS* 为演替阶段群落与顶极群落间种组结构的相似度系数,即群落组成恢复度,*A* 为演替阶段群落各种组株数百分率总和,*B* 为顶极群落种组总株数百分率总和,*C* 为 *A* 和 *B* 中共有种组中株数百分率低值的总和。

群落各相似元恢复度(RD_i)与群落年龄(A)之间的关系用逻辑斯蒂生长模型(郎奎健,1989)进行拟合,

$$RD_i = K/[1 + M_{\exp}^{(-RA)}] \tag{3}$$

其中,K 为最大恢复度即 1.0;M,R 为参数。

恢复速度(RS)根据式(3)导出。

野外调查群落样地中每个乔灌木个体的种类、起源、胸径(或地径)、高度、盖度等。乔灌木生物量采用 $W = a(D^2H)^b$ 的回归式推算,草本层生物量采用刈割法实测。土壤种子库特征采用萌发试验测定。用于本研究的样地共 55 个,18 454m²,其中顶极群落固定样地 2 000m²,破坏性试验固定样地 600m²。乔灌木生物量样木 149 株,萌发试验样品 54 份。

3 结果与分析

3.1 自然恢复阶段

将 54 个群落样地通过样地聚集、聚集团联结、样地定位等一系列步骤,构建退化群落自然恢复的演替系列,并用最优分割法将退化群落自然恢复过程分为草本群落阶段、草灌群落阶段、灌丛灌木阶段、灌乔过渡阶段、乔林阶段和顶极群落阶段六个演替阶段(喻理飞,1998)。喀斯特地区生境复杂,能适应同一演替阶段生境的物种不是一个而是具有相同适应性的多个物种构成的种组。根据群落组成物种在自然恢复过程中优势地位的变化,划分为如下 5 个适应等级种组(喻理飞,1998):先锋种为阳性树种,具光补偿点、饱和点高,平均净光合速率高,耐旱性强的特点;次先锋种的光补偿点、饱和点较高,平均净光合速率较高,耐旱性较强;过渡种的光补偿点较高,平均净光合速率低,具有一定的对弱光的利用能力,耐旱性较弱;次顶极种的光补偿点较低,平均净光合速率较高,耐荫性较强,耐旱性较强;顶极种为耐荫树种,光补偿点低、饱和点高,平均净光合速率中等、耐旱性较强。

表 1　各演替阶段群落特征

群落特征指标	草本群落阶段		草灌群落阶　段	灌丛灌木阶　段	灌乔过渡阶　段	乔林阶段	顶极群落阶段	
	退化程度最高群落	平均					平均	最佳群落
高度(m)	0.3	0.6	1.8	4.1	5.4	9.9	16.9	21.7
显著度(cm²/m²)	0.2100	0.8720	2.6731	5.9921	9.6540	12.4034	21.8981	30.0300
实生株/总株数(%)	4.44	24.95	28.89	30.43	34.29	36.63	71.84	82.98
盖度	0.10	0.29	0.44	0.68	0.71	0.76	0.79	0.90
生物量 B(t/hm²)	0.9139	3.9344	4.7098	12.9638	24.2383	58.4173	104.4846	162.4402
样本数	1	8	7	12	10	11	6	1

自然恢复过程是由先锋种经过渡种最终为顶极种替代的发展过程(喻理飞,1998)。各演替阶段及主要优势种为:草本群落阶段除草本植物外,主要树种有悬钩子(*Rubus palmatus*)、多

花木蓝(*Indigofera amblyantha*)、小果蔷薇(*Rosa cymosa*)、金樱子(*Rosa laevigata*)、全缘火棘(*Pyracantha atalantioides*)等先锋种。草灌群落阶段除上述先锋种外,主要有檵木(*Loropetalum chinenses*)、金丝桃(*Hypericum chinense*)、羊蹄甲(*Bauhinia variegata*)、华南吴茱萸(*Euodia austosinensis*)等次先锋种。灌木灌丛阶段主要有全缘火棘、多种蔷薇(*Rosa* spp.)、马桑(*Coriaria sinica*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)等先锋种,檵木、金丝桃、水麻(*Debregeasia edulis*)等次先锋种,香叶树(*Lindera communis*)、南天竹(*Nandina domestica*)、紫珠(*Callicarpa japonica*)等过渡种和顶极种云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)。灌乔过渡阶段主要有全缘火棘、盐肤木(*Rhus chinensis*)等先锋种,过渡种香叶树、紫珠、南天竹和次顶极种香港四照花(*Dendrobenthamia hongkongensis*)。乔林阶段主要有过渡种香叶树、枫香(*Liquidambar formosana*),次顶极种香港四照花和顶极种朴树(*Celtis tetrandra* subsp. *sinensis*)、云贵鹅耳枥、多种海桐(*Pittosporum* spp)、圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、圆果化香(*Platycarya longipes*)等。顶极常绿落叶阔叶林阶段主要有次顶极种香港四照花、齿叶黄皮(*Clausena dunniana*)和顶极种圆果化香、朴树、黄梨木(*Boniodendron minus*)、云贵鹅耳枥、多种海桐(*Pittosporum* spp)、圆叶乌桕、青冈栎、栾树(*Koelreuteria paniculata*)、柿(*Diospyros kaki*)等。顶极常绿落叶阔叶林中,选择群落高度、显著度、盖度、生物量最大,耐荫树种最多的群落为最佳群落。各演替阶段群落特征如表1。

3.2 恢复潜力度

群落更替与群落更新层和主林层的组成结构相关。群落更新层中个体数量来自于群落下层的幼苗、幼树和土壤中可萌发种子数量,因此,群落更新库由群落下层幼苗、幼树和土壤中可萌发种子数量构成,前者为群落幼苗库,后者为土壤种子库。各演替阶段群落及其更新库数量特征见表2、表3。

表2 各演替阶段群落组成结构 (%)

种组	草灌群落阶段	灌丛灌木阶段	灌乔过渡阶段	乔林阶段	顶极群落阶段
先锋种	49.62	26.10	7.21	13.02	1.14
次先锋种	8.65	21.71	28.09	5.45	2.95
过渡种	35.62	43.93	48.70	23.61	4.77
次顶极种	5.34	6.46	11.00	36.39	18.18
顶极种	0.77	1.80	5.00	21.53	72.96

表3 各演替阶段群落更新库组成结构 (%)

种组	草本群落阶段		草灌群落阶段		灌丛灌木阶段		灌乔过渡阶段		乔林阶段	
	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ
先锋种	100	78.7	100	39.41	100	24.36	100	3.07	73.68	10.34
次先锋种	0	0	0	9.36	0	29.49	0	1.25	15.80	25.86
过渡种	0	21.30	0	33.99	0	42.31	0	24.07	10.52	19.80
次顶极种	0	0	0	17.24	0	2.56	0	69.05	0.00	11.24
顶极种	0	0	0	0.00	0	1.28	0	2.56	0.00	32.76

注:Ⅰ:土壤种子库Ⅱ:幼苗库。

假设自然恢复过程中一个种组被另一种组更替的概率与更新层中后一种组的数量成正比,那么更新库种组组成结构与更高演替阶段群落种组组成结构的相似性可表征为群落自然恢复潜力,即相似性越高,向更高演替阶段发展的潜力越大,反之亦然。据此,将退化群落更新库组成结构与更高演替阶段群落组成结构间的相似度定义为退化群落自然恢复潜力度(*RP*)。

用(1)式分别计算群落幼苗库和土壤种子库的恢复潜力度 RP_{sl} 和 RP_s(表4)。由于它们对群落恢复潜力度的贡献率随演替阶段变化而异,如土壤种子库在群落自然恢复过程早期作用大,后期作用小,而幼苗库不论实生或萌生,始终起着重要的作用,因此,采用层次分析法(姜启源,1993)确定 RP_{sl} 和 RP_s 权重。草本群落阶段至灌木灌丛阶段 RP_{sl},RP_s 权重分别为 0.7500,0.2500;灌乔过渡阶段至顶极群落阶段分别为 0.8950,0.1050。根据 RP_{sl} 和 RP_s 及权重,计算得出群落恢复潜力度 *RP*(表4)。结果表明:低一级演替阶段群落总是向相邻更高一级演替阶段群落恢复的 *RP* 最高,退化群落自然恢复是由低级阶段向高级阶段顺序替代过程。自然恢复早期,*RP* 较高而后期较低。这与各阶段群落组成和物种侵入特点有关。早期阶段,群落组成以阳性先锋种占优势,群落高度低、盖度小,先锋种的种实小、重量轻,易到达退化群落中,并能适应早期群落环境,迅速萌发生长,故 *RP* 高。后期阶段,群落组成以耐荫顶极种为主,其种实大且重,种子量小,加之动物搬运、取食,能萌发生长进入更新库的数量相对减少;而阳性先锋树种仍可随风侵入,因其幼苗具有一定耐荫性,加之自然干扰也常形成局部透光明亮生境,使其在更新库中总有一定比例,导致 *RP* 下降。

表4　退化群落恢复潜力度

演替阶段	草灌群落阶段			灌丛灌木阶段			灌乔过渡阶段			乔林阶段			顶极群落阶段		
	RP_{sl}	RP_s	RP	RP_{sl}	RP_s	RP	RP_{sl}	RP_s	RP	RP_{sl}	RP_s	RP	RP_{sl}	RP_s	RP
草本群落阶段	0.7092	0.4962	0.6560	0.4740	0.2610	0.4208	0.2851	0.0721	0.2627	0.3432	0.2302	0.3313	0.0591	0.0114	0.0541
草灌群落阶段				0.8133	0.2610	0.6752	0.6698	0.0721	0.6070	0.5932	0.2302	0.5551	0.2610	0.0114	0.2348
灌丛灌木阶段							0.8143	0.0721	0.7364	0.6688	0.2302	0.4352	0.2540	0.0114	0.2285
灌乔过渡阶段										0.5657	0.2302	0.5305	0.2790	0.0114	0.2509
乔林阶段													0.5283	0.0886	0.4821

3.3　恢复度

退化群落自然恢复过程可视为与原顶极群落的结构、功能从低相似度向高相似度的发展过程,其自然恢复终极是与原群落相同的植被型。据此,将群落恢复度(*RD*)定义为退化群落通过自然恢复在组成、结构、功能上与顶极群落阶段的最佳群落的相似程度。

各演替阶段群落与顶极群落阶段的最佳群落之间的相似程度,选择表征群落结构功能特征的群落高度、显著度、实生株/总株数、盖度、生物量、组成结构6个指标为相似元进行测度,用(2)式分别计算前5个指标的恢复度,用(1)式计算组成结构恢复度,得各结构功能指标恢复度(表5)。采用层次分析法确定各指标恢复度权重,群落高度、显著度、实生株/总株数、盖度、组成结构、生物量的权重分别为 0.0877,0.1753,0.0877,0.1234,0.2630,0.2630;根据各指标恢复度和权重,得 *RD*(表6)。

表 5　各演替阶段群落结构功能恢复度

群落特征指标	草本群落阶段	草灌群落阶段	灌丛灌木阶段	灌乔过渡阶段	乔林阶段	顶极群落阶段
高度(m)	0.0140	0.0701	0.1776	0.2383	0.4486	0.7757
显著度(cm^2/m^2)	0.0222	0.0826	0.1939	0.3167	0.4089	0.7273
实生株/总株数(%)	0.2611	0.3113	0.3309	0.3801	0.4099	0.8582
盖度	0.2375	0.4250	0.7250	0.7625	0.8250	0.8625
组成结构	0.1500	0.2120	0.2530	0.3930	0.5970	0.9370
生物量(t/hm^2)	0.0187	0.0235	0.0746	0.1444	0.3560	0.6412

表 6　各演替阶段群落恢复综合评价

群落特征指标	草本群落阶段		草灌过渡阶段		灌丛灌木阶段		灌乔过渡阶段		乔林阶段		顶极群落阶段	
	均值	比例%	均值	比例%	均值	比例%	均值	比例%	均值	比例%	均值	比例%
高度	0.0012	1.18	0.006	3.70	0.0156	6.14	0.0209	6.05	0.0394	7.89	0.0680	8.58
显著度	0.0039	3.83	0.0145	8.94	0.0340	13.38	0.0555	16.08	0.0717	14.36	0.1275	16.09
实生株/总株数	0.0229	22.52	0.0273	16.83	0.0290	11.41	0.0333	9.65	0.0359	7.19	0.0753	9.51
盖度	0.0293	28.81	0.0524	32.31	0.0895	35.21	0.0941	27.26	0.1018	20.38	0.1064	13.43
组成结构	0.0395	38.84	0.0558	34.40	0.0665	26.16	0.1034	29.95	0.1570	31.44	0.2464	31.10
生物量	0.0049	4.82	0.0062	3.82	0.0196	7.70	0.0380	11.01	0.0936	18.74	0.1686	21.29
群落恢复度	0.1017	100	0.1622	100	0.2542	100	0.3452	100	0.4994	100	0.7922	100

表 5、表 6 表明：退化群落自然恢复是恢复度逐渐提高的过程。群落恢复度在灌丛灌木阶段达 0.2542，乔林阶段约达 0.5，顶极群落阶段约达 0.8，达到群落组成、结构、功能的恢复。群落各特征指标恢复度百分率反映该指标对群落恢复的贡献和重要性。在恢复过程中，组成结构恢复始终起重要作用，说明其调整是群落恢复的核心和实质；盖度在早期和中期阶段作用较大，实生株/总株数在早期阶段作用较大，而生物量则在后期阶段作用较大。这反映出各恢复策略的变化，早期阶段，以更新对策为主，萌生株/总株数的比例高达 69%～85%；中期阶段，林内光环境改变，导致自然稀疏，树种替代，其恢复对策是组成结构调整；后期阶段，组成结构和生物量的重要性提高，恢复对策是进一步调整组成结构、积累能量，向结构合理、功能完善的顶极群落发展。

3.4　恢复速度

自然恢复过程中，因生境变化速度、组成物种生长发育规律和树种替代变化等差异，使退化群落恢复并非匀速提高，即在各阶段每提高一定的群落恢复度所需要的时间不同。将单位时间内群落恢复度（或各特征指标恢复度）向顶极群落方向发生的位移定义为群落自然恢复速度（*RS*）。单位时间内群落恢复度发生位移的距离越大，群落自然恢复速度越快，反之亦然。

对演替系列中 54 个样地群落组成、结构、功能指标恢复度与群落年龄的关系用(3)式拟合，结果见表 7。根据回归关系式，可得表 8、表 9。

表 7　群落年龄与各群落特征指标恢复度关系

群落特征指标	参数 1(*M*)	参数 2(*R*)	最大恢复度	相关系数(*r*)	样本数	备　注
高度	3.5935	0.0811	1	－0.8483	54	$r_{0.001,54}$
显著度	40.5264	0.0711	1	－0.6754	54	0.4433
实生株/总株	8.2032	0.0514	1	－0.5798	54	
盖度	9.3999	0.1531	1	－0.4979	54	
组成	7.2058	0.0573	1	－0.8836	54	
生物量	112.1783	0.0807	1	－0.9106	54	
恢复度	7.9315	0.0449	1	－0.9532	54	

表 8　退化群落自然恢复速度表

群落特征指标	恢复时间(a)											
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120
高度	0.040	0.046	0.089	0.148	0.195	0.189	0.138	0.079	0.041	0.019	0.009	0.004
显著度	0.048	0.045	0.079	0.025	0.266	0.174	0.145	0.097	0.058	0.031	0.016	0.008
实生株/总株	0.169	0.085	0.109	0.125	0.126	0.113	0.090	0.065	0.044	0.028	0.018	0.011
盖度	0.330	0.365	0.218	0.067	0.016	0.003	0.001					
组成	0.198	0.106	0.133	0.142	0.130	0.103	0.073	0.047	0.028	0.017	0.010	0.006
生物量	0.020	0.023	0.048	0.093	0.151	0.195	0.187	0.133	0.079	0.048	0.010	0.006
群落恢复度	0.165	0.071	0.091	0.105	0.111	0.108	0.094	0.056	0.077	0.040	0.028	0.019

表中数字为每 10 年(a)内提高的恢复度。

各群落特征指标恢复速度不同，若以恢复度 0.8 视为基本恢复，群落盖度、组成结构、高度、实生株/总株数、显著度的恢复时间分别需用 23a、60a、66a、68a、71a，生物量的恢复则需用 76a，说明群落结构恢复快于功能恢复。群落恢复度达 0.8 需时最长，约 80a，反映了群落整体功能的恢复滞后于群落结构功能各分量的恢复。群落恢复的早期，其恢复速度较慢，特别是恢复度从 0 提高到 0.1 时，高度、显著度、生物量需用 20～30a，但群落组成、盖度却费时不多，约 2a，原因在于退化群落所受干扰非彻底性毁灭，总是保留有原群落植物繁殖体，并以萌生方式迅速生长。破坏试验表明：彻底砍伐原有群落一年后，600m^2 样地内萌芽条数量达 4524 株，占总株数的 72.15%，盖度达 0.25。中期阶段，恢复速度快，恢复度由 0.4 提高到 0.7 仅需用 10～30a，后期阶段，群落恢复度高于 0.8，恢复速度慢，尤其是恢复度从 0.9 提高至 0.999 时，需近 100a，反应了群落结构功能完全恢复极为困难。退化群落从草本群落阶段恢复至灌丛灌木阶段需用近 20a，至乔林阶段约需 47a，至顶极群落阶段则需近 80a。

表 9　每提高 0.1 恢复度所需时间(a)

群落特征指标	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	0.999
高度	22.0	10.0	6.6	5.5	5.0	5.0	5.5	6.6	10.0	86.5
显著度	21.2	11.4	7.6	6.2	5.7	5.7	6.2	7.6	11.4	98.7
实生株/总株数	1.8 *	12.2	10.5	8.6	7.9	7.9	8.6	10.5	15.8	136.5
盖度	0.3	5.3	3.5	2.9	2.6	2.6	2.9	3.5	5.3	45.8
组成	2.0 *	10.3	9.4	7.7	7.1	7.1	7.7	9.4	14.1	122.3
生物量	31.2	10.1	6.7	5.5	5.0	5.0	5.5	6.7	10.1	86.9
群落恢复度	2.90 *	15.0	12.0	9.8	9.0	9.0	9.8	12.0	18.1	156.2

* 表示实际年龄。　　表中数字为提高 0.1 恢复度所需时间(a)。

4　结论与讨论

本研究以“空间代替时间”的研究方法建立退化群落自然恢复的演替系列，在分析退化群落恢复过程中群落组成、结构、功能变化的基础上，用恢复潜力度、恢复度、恢复速度三个指标评价退化喀斯特群落恢复是可行的，有利于揭示和加深理解退化喀斯特群落自然恢复的生态学过程，并可为南方大面积退化喀斯特群落恢复提供评价依据，具有现实意义。在研究条件限制的情况下，此法值得推广。当然，若能采用长期定位研究，会取得更满意的效果。

退化喀斯特群落自然恢复其主体是由低级阶段向高一级阶段顺序替代过程，但因退化群落中原有群落组成成分的繁殖体存在，使退化群落直接向更高演替阶段发展具有一定的潜力，深入研究退化群落自然恢复的生态学过程，有助于进一步了解演替过程的多变性和复杂性。

退化喀斯特森林自然恢复的早期阶段恢复潜力度较高、恢复度低、恢复速度较慢；中期阶段恢复潜力度高、恢复度中等、恢复速度快；后期阶段恢复潜力度低、恢复度高、恢复速度慢。群落整体恢复速度低于群落各特征指标恢复速度。在群落各特征指标中，群落高度、盖度、实生株/总株数、组成结构的恢复速度高于生物量恢复速度，即群落结构恢复速度快于功能恢复速度，尤其是盖度和组成结构恢复最快，因此，退化群落从草本群落阶段开始恢复 40～50 年，达到有较为正常的组成、外貌和结构的森林，但要达到森林功能的完全恢复则需时很长。

退化喀斯特群落自然恢复过程中，其恢复对策变化是由早期更新对策向中期结构调整对策至后期结构功能协调完善对策更替。深入研究恢复对策及其变化，对于制定退化喀斯特森林经营措施，加速退化喀斯特森林恢复具有重要意义。

A STUDY ON EVALUATION OF NATURAL RESTORATION FOR DEGRADED KARST FOREST

Yu Lifei Zhu Shouqian
(Research Center of Karst Ecological Environment, Guizhou University)
Ye Jingzhong
(Nanjing Forestry University)
Wei Luming Chen Zhengren
(Management Bureau of Maolan National Nature Reserve)

Abstract

Based on study of component, structure, function of degraded Karst forest in the natural restoration process in Maolan National Reserve of Guizhou province, three evaluation indexes such as restoration potentiality (RP), restoration degree (RD), restoration speed (RS) and their calculating methods were proposed. Variation and comprehensive evaluation of RP, RD and RS of community feature indexes which reflected component, height, coverage, seedlings/total trees, dominance and biomass were analyzed. The results showed that there were the highest RP between the lower and the next to higher succession stage, so as that natural restoration of degraded community was a process in which lower community was replaced by its next higher one successively. There were higher RP but lowest RD and slower RS in the early stage; the highest RP, the fast RS and moderate RD in the mid-stage; the lowest RP, the slowest RS and the highest RD in the late stage. The RP of community was slower than that of community feature indexes, and the RS of total function was slower than its part one. In community feature indexes, RS of component, height, coverage, seedlings/total trees and dominance were faster than that of biomass, the fact indicated that RS of structure was fast than that of function. The natural restoration strategy was that the regeneration in early stage changed into the community structure adjustment in mid-stage, and finally to the structure and function coordination or improvement in late stage. The normal community component, physiognomy, structure could be presented after 40 to 50 years natural restoration, but it takes a long time to restore total community function.

Key words: Degraded Karst forest , Natural restoration , Restoration potentiality , Restored degree , Restoration speed

黔中退化喀斯特群落自然恢复生态学过程研究
——退化群落的数量分类*

李援越　　　　朱守谦　祝小科

（贵州大学基础部）　　（贵州大学林学系）

摘要：根据贵州喀斯特地貌分布广泛，喀斯特森林受人为活动影响多处于退化状态的实际，选择退化喀斯特森林植物群落为研究对象，并采用主分量分析及系统聚类方法，将 71 个退化喀斯特群落调查样地划分为 16 个不同群落类型，并分析两种不同生境对划分结果的影响。

关键词：退化喀斯特森林　群落类型　主分量分析　系统聚类

喀斯特地区森林群落发生退化，其根本原因是由于人为反复破坏和不合理的开发利用造成的负干扰，主要破坏方式有毁林开荒、过度放牧及采樵、开矿等。由于所受干扰的方式及其强度、频度的不同，形成不同的退化喀斯特森林群落类型。因此，对退化喀斯特森林群落进行类型划分，是进一步构建自然恢复演替系列、划分演替阶段及研究退化喀斯特森林群落自然恢复生态学过程的基础。

1　研究区自然概况

本研究在喀斯特地貌发育但表现出显著非连续性分布的黔中安顺、平坝、普定、贵阳、修文等地进行。研究区地理位置为东经 105°14′～107°30′，北纬 25°20′～27°18′。海拔 850～1700m。具典型的亚热带高原湿润季风气候，年均温 13～15℃，1 月平均气温 3.7℃，7 月平均气温 22.7℃，≥10℃的积温 4000～5000℃，无霜期 270～280d。年降雨量 1148.3～1336.1mm，多集中在夏秋两季。研究区地质构造较为复杂，碳酸盐类岩层与非碳酸盐类岩层常在垂直方向上呈互层分布，水平方向上呈复区分布。成土母岩以形成于寒武纪、石炭纪、二叠纪的白云岩和石灰岩为主，伴有少量寒武纪、二叠纪和三叠纪形成的白云质灰岩、泥质白云岩和燧石石灰岩。

* 本文曾发表于山地农业生物学报，2000，19(2)。

岩石裸露率较高,土体不连续,土层浅薄。由于雨热充沛,淋溶侵蚀作用强烈,中性至微碱性的石灰土与微酸性的淋溶石灰土在水平方向上常呈复区分布。

由于黔中地区交通相对较为便利,农业生产较为发达,森林较早受人为活动的影响,主要是不合理的开发利用。因此,研究区主体上是次生喀斯特森林灌丛区,接近原生性的顶极常绿落叶阔叶混交林只有零星片断残存,较大面积的是受到人为干扰后封育形成的次生常绿落叶阔叶混交林,以及受人为破坏程度严重而退化形成的藤刺灌丛、灌丛草坡、草坡等。主要树种有椤木石楠(*Photinia davidsoniae*)、翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)、朴树(*Celtis sinensis*)、云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)、圆果化香(*Platycarya longipes*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、白栎(*Quercus fabri*)、月月青(*Itea ilicifolia*)、香叶树(*Lindera communis*)、山胡椒(*Linder glauca*)、球核荚蒾(*Viburnum propinquum*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)、川榛(*Corylus heterophylla* var. *sutchuenensis*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、小果蔷薇(*Rosa cymosa*)、蕨(*Pteridium aquilinum* var. *latisculum*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)等。

2 研 究 方 法

本研究应用了国家"八五"、"九五"科技攻关课题历年调查的群落样地共 71 个,总面积为 28300m^2。采用常规群落学方法进行调查。

对退化喀斯特森林植物群落的类型划分采用定性定量结合的方法,在野外群落调查时,根据群落外貌、结构、组成等特性,进行了草本群落、灌木林群落及乔林群落的初步划分。但定性的划分不能确切地体现出群落之间的细微差别,且准确性还受到调查者经验及主观判断的制约。因此,采用能够客观地反映群落间关系的主分量分析方法,以样地为分类单元,其中的种群的重要值为属性对样地进行排序,结合系统聚类分析方法将 71 个群落调查样地进行分类。

3 结果与分析

3.1 主分量分析结果

对 71 个群落调查样地进行主分量分析(PCA)结果表明(图 1):

(1)71 个样地分列 6 个集团,相互间的界限较为明显。草本群落集中于Ⅰ集团,其中包括 67,68,69,70 号样地;灌木样地集中于Ⅱ,Ⅲ,Ⅳ集团,其中第Ⅱ集团包括 1,2,4,5,7,8,9,10,34,35,37,41,43,44,45,46,47,52,55,57,62,63,64,65 号样地,第Ⅲ集团包括 26,32,38,39,42,48,49,56,59,60,66 号样地,第Ⅳ集团包括 3,6,14,15 号样地;乔木样地分列Ⅴ,Ⅵ集团,其中第Ⅴ集团包括 28,29,30,33,36,40,50,51,54,58,61 号样地,第Ⅵ集团包括 10,11,12,13,16,17,18,19,20,21,22,23,24,25,27,53,71 号样地。

(2)乔木Ⅴ和灌木Ⅱ集团在 P_2 排序轴的负向,位置较为接近。这是因为其中包含的样地

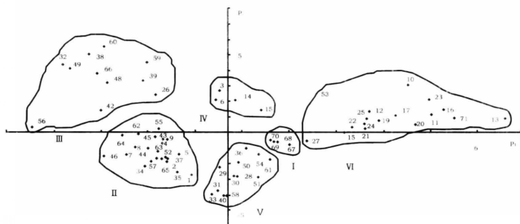


图 1 退化喀斯特森林群落样地 PCA 排序图

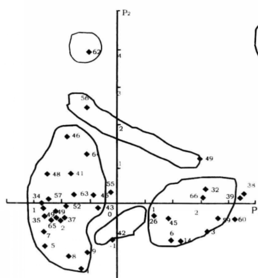
取样地点大多为喀斯特石质山地上有酸性覆盖层出露的地段。灌木Ⅲ,Ⅳ和乔木Ⅵ集团的大多数样地位于典型的喀斯特石质山地,岩石裸露率较高,土壤呈中性至微碱性,因此,这几个集团处于 P_2 排序轴的正向。说明 P_2 排序轴由负向到正向为土壤 pH 值增大的方向,其具有表征生境特点的生态意义。

3.2 二次 PCA 排序结果

对所有的灌木样地(Ⅱ,Ⅲ,Ⅳ集团)和乔木样地(Ⅴ,Ⅵ集团)分别进行二次 PCA 排序(图 2、图 3),它们可分别归并成 5 个和 3 个类型,且梯度分析表明,P_1 排序轴具有明确的生态学意义:图 2 中的 P_1 排序轴负向到正向样地的分布逐渐由Ⅱ集团的样地过渡到Ⅲ,Ⅳ集团;图 3 中的 P_1 排序轴负向到正向样地的分布趋势更加明显,由Ⅴ集团的样地逐渐过渡到Ⅵ集团的样地,均为由酸性覆盖层生境上的群落样地向典型石灰土生境上的群落样地过渡,反映了研究区内由于水平方向上酸性土和碱性石灰土复区分布格局导致群落类型组成分异和复杂性以及空间分布的过渡性,这些客观事实在排序图中得到充分的揭示。

3.3 系统聚类结果

分别对草本群落(Ⅰ集团)、灌木群落(Ⅱ,Ⅲ,Ⅳ集团)、乔林群落(Ⅴ,Ⅵ集团)进行系统聚类分析,其结果与 PCA 排序结果相当类同。综合两种数量分类结果,可将所有样地共分为 16 个群落类型,其中草本群落为 2 个类型,灌木和乔木群落均为 7 个类型。见表 1。



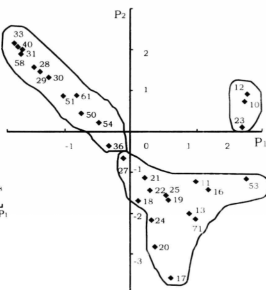


图 2　灌木样地 PCA 排序图　　　　**图 3　乔木样地 PCA 排序图**

表 1　退化喀斯特森林植物群落类型

类型		名称	样地号	备注
草本	1	蕨(*Pteridium aquilinum* var. *latisculum*)群落	67,70	Ⅰ集团
	2	五节芒(*Miscanthus floridulus*)、莎草(*Cyperus* sp.)群落	68,69	Ⅰ集团
灌木群落	3	杜鹃(*Rhododendron simsii*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、茅栗(*Castanea seguinii*)群落	1,34,35,37,41,44,45,46,47,52,55,57,63,64,65	Ⅱ集团
	4	茅栗、川榛(*Corylus heterophylla* var. *sutchuenensis*)、麻栎(*Quercus acutissima*)群落	2,4,5,7,9	Ⅱ集团
	5	烟管荚蒾(*Viburnum utile*)、小叶鼠李(*Rhamnus parvifolia*)、月月青(*Itea ilicifolia*)群落	3,6,14,15,32,38,39,48,59,60,66	Ⅳ集团
	6	细叶铁仔(*Myrsine africana*)、悬钩子(*Rubus* sp.)群落	62	Ⅱ集团
	7	圆果化香(*Platycarya longipes*)、悬钩子(*Rubus* sp.)群落	49,56	Ⅲ集团
	8	火棘(*Pyracantha fortuneana*)、小果南烛(*Lyonia ovarifolia* var. *elliptica*)群落	8,26,42	Ⅱ集团
	9	过路黄(*Lysimachia christinae*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)群落	43	Ⅱ集团

续表

类型		名　　称	样　地　号	备注
乔木群落	10	圆果化香、月月青(*Itea ilicifolia*)、冬青群落	10,12,23,25	Ⅵ集团
	11	云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)、圆果化香、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)群落	11,16,17,19,20,21,22,24,71	Ⅵ集团
	12	乌冈栎(*Quercus phillyraeoides*)、野花椒(*Zanthoxylum simulans*)群落	53	Ⅵ集团
	13	椤木石楠(*Photinia davidsoniae*)、朴树(*Celtis sinensis*)群落	13	Ⅵ集团
	14	翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)群落	18	Ⅵ集团
	15	白栎(*Quercus fabri*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、光皮桦(*Betula luminifera*)群落	27,28,29,30,31,33,40,51,54,58,61	Ⅴ集团
	16	麻栎、盐肤木群落	36,50	Ⅴ集团

4 讨　　论

4.1　主分量分析和系统聚类的结果都比较一致地反映出71个群落调查样地按着生的土壤分为两大阵营:中性至微碱性的土壤上生长的群落聚团(Ⅰ,Ⅲ,Ⅳ,Ⅵ)及微酸性覆盖层上的群落聚团(Ⅱ,Ⅴ)。证实了前述土壤复区分布对植被有影响的结论。

4.2　主要类型包含了样地总数的大多数,表明类型内各样地的重现性和一致性较高,而有的类型只包含1~2个样地,即重现性差。这是由于样地调查的范围较大。有些样地所代表的类型为残存林片,绝对面积小,难以重复取样,如53,13,18号样地。而这些残存林片分布零星,其形成的自然地理条件、人为活动影响等千差万别,故重现性也小。有些类型重现性差是因为同一演替阶段群落在组成上的分异,这是喀斯特群落组成结构复杂的一种反映。

A STUDY ON ECOLOGICAL PROCESS OF DEGRADED KARST COMMUNITY NATURAL RESTORATION IN CENTRAL GUIZHOU
—NUMBER CLASSIFICATION OF DEGRADED KARST FORESTS IN THE CENTRAL GUIZHOU

Li Yuanyue
(Department of Basically Courses of Guizhou University)
Zhu Shouqian Zhu Xiaoke
(Department of Forestry of Guizhou University)

Abstract

Number classification of the degraded Karst forests was the base of studying the natural restoration ecological process of the degraded Karst forests. Based on the facts that Karst geomorphologic distributed widely and Karst forests were destroyed in central Guizhou, the degraded Karst forests were chosen as the research objects and 71 plots were divided into 16 community types by PCA and cluster analysis, the effect of the two habitats on classification results was analysed.

Keywords: Degraded Karst forests, Community types, PCA, Cluster analysis

黔中退化喀斯特群落自然恢复生态学过程研究

——自然恢复演替系列构建

李援越　　　　祝小科　朱守谦

（贵州大学基础部）　　（贵州大学林学系）

摘要：在对36个典型群落样地采用对应分析、结合种间联结测定，划分演替种组的基础上，用连续带指数、直接梯度分析法构建了喀斯特群落自然恢复的演替系列，并用最优分割法划分出草本群落、灌草灌丛、灌木林、乔林和顶极乔林5个演替阶段，以此成功地实现了时空置换。

关键词：喀斯特群落　自然恢复　演替系列

喀斯特森林群落自然恢复演替是在停止人为干扰的自然状态下，随时间的推移按一定规律向与原生群落的演替地位一致，并且外貌、层片、功能、结构相当、种类组成相似的顶极群落方向演替的有序过程。研究群落演替的方向、阶段和规律，人们已做过不少研究。为了揭示喀斯特森林群落自然恢复的生态学过程，本文在应用对应分析方法，结合种间联结测定，划分演替种组的基础上再用连续带指数、直接梯度分析法来构建自然恢复演替系列，并采用最优分割法划分演替阶段，以阐明森林群落自然恢复演替过程。

1　研究区概况

见前文《黔中退化喀斯特群落自然恢复生态学过程研究——退化群落的数量分类》。

2　研究方法

2.1　样地选择

根据空间代替时间的原理，在研究区内选择不同演替阶段的典型群落样地共36个，按常规群落调查方法进行调查，样地面积：草本群落为2m×10m，灌草灌丛和灌木林群落为8m×20m，

乔林和顶极乔林群落为 20m × 30m。

2.2 演替种组确定

在不同演替阶段群落中，各选择一个典型群落样地，将种群作为实体，各种群的重要值及树高作为代表该种群在群落中的优势地位的属性，应用对应分析方法对实体和属性进行排序，再根据 36 个样地所有种群种间联结测定结果，把未包含于典型群落样地中的种群，按种间联结性大小进行归并，从而将退化喀斯特群落自然恢复过程中的种群分为 4 个演替种组，即先锋种组、过渡种组、次顶极种组及顶极种组。

2.3 演替系列构建及演替阶段的划分

在划分出演替种组的基础上，采用连续带指数直接梯度分析法来构建自然恢复演替系列，并采用最优分割法划分演替阶段。

3 结果与分析

3.1 演替系列的构建

退化喀斯特森林生态系统自然恢复过程最终是形成与顶极群落具有相同的生活型组成、相似的种类组成以及相当的结构功能的群落，而不是原生群落的复原。演替种组的动态特征变化研究表明：在亚热带喀斯特地区优裕的水热条件下，群落的物种组成丰富，群落的演替不是单个种之间的替代，而是演替种组之间替代的过程。同一演替种组内的物种对群落组成结构恢复所起的作用、对群落功能恢复作出的贡献相同或相似，而不同的演替种组的物种的作用是不同的。依据各演替种组对退化喀斯特森林群落的自然恢复的影响具有非平权的特点，参照 Curtis 和 McIntosh 的连续带分析程序，分别赋予 4 个演替种组不同的顶极适应值。其中，先锋种组的顶极适应值为 2，过渡种组的为 4，次顶极种组为 6，顶极种组为 8。演替种组的顶极适应值可以表征其对自然恢复演替过程所起作用的大小。因此，以种组中组成物种的重要值均值作为种组的重要值，将群落中各演替种组重要值与该种组的等级适应值的乘积之和作为该群落的连续带指数 CI：

$$CI = \sum_{i=1}^{4} IV_i \cdot A_i$$

36 个群落各种组的重要值及连续带指数列于表 1。依各群落的连续带指数由小到大依次排列，即可构建自然恢复演替系列，见表 2。

表 1　36 个群落样地各演替种组重要值(IV)及群落连续带指数(CI)

	演替种组	3	6	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
重要值IV	Ⅳ	0.41	0	0.40	49.64	0.86	70.31	0.98	0	33.40	57.45	96.98	56.00	79.00	41.59	28.31	4.95	68.94	58.19
	Ⅲ	25.25	21.00	64.36	47.97	82.56	13.54	39.72	33.89	65.33	34.40	3.02	41.00	20.04	44.38	53.89	86.56	21.55	33.08
	Ⅱ	35.57	48.92	20.00	0.68	8.46	13.13	33.15	20.45	1.27	6.92	0	2.14	0	9.77	16.16	6.43	6.01	3.91
	Ⅰ	38.87	30.08	19.24	1.71	8.12	3.02	26.15	45.66	0	1.23	0	1.86	0.96	4.26	1.64	2.06	3.50	4.82
CI		374.80	381.84	483.84	691.08	552.32	702.28	431.06	376.46	664.26	696.14	793.96	704.28	754.16	646.6	617.74	588.92	711.86	689.28

	演替种组	26	27	32	38	39	42	48	49	53	56	59	60	66	67	68	69	70	71
重要值IV	Ⅳ	0	11.94	0.39	5.07	0.44	0	1.49	0	7.45	0.59	1.17	1.40	1.69	0	0	0	0	75.62
	Ⅲ	17.74	14.92	22.49	22.68	28.34	10.49	20.38	17.01	9.74	2.86	61.11	35.86	20.62	9.39	12.63	11.40	8.00	0
	Ⅱ	2.16	65.50	1.88	16.47	17.05	0	27.34	16.73	81.46	7.23	10.32	12.23	6.15	0	0	0	0	19.04
	Ⅰ	81.10	7.64	75.24	55.88	54.17	89.51	50.24	66.26	1.35	89.32	27.40	50.57	71.54	91.60	87.37	89.61	92.00	5.30
CI		246.12	563.48	254.8	341.86	327.52	323.28	357.96	600.94	590.02	238.18	370.52	329.04	275.98	110.38	112.63	112.40	108.00	729.80

(Column headers 3–25 and 26–71 are 样地号.)

表 2　自然恢复演替系列

序　号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
样地号	70	67	69	68	56	26	32	66	49	42	39	60	38	48	59	3	15	6
序　号	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
样地号	14	10	12	27	23	53	22	21	16	25	11	17	13	19	24	71	20	18

3.2　演替阶段划分

将演替系列视为有序样本,以各样地的 4 个演替种组的重要值(IV)作为分类元素,采用最优分割法(郎奎健,1989)划分退化喀斯特群落自然恢复的演替阶段。划分过程表明:在划分为早、中、后 3 个阶段的基础上进一步划分为 4 个阶段时,早期和后期阶段均分化并重组,但第一阶段草本群落所包含的 4 个样地的组合便稳定下来,直到划分为 6 个阶段时仍保持此格局。而后期阶段分划成两个阶段。当划分为 5 个阶段时,早期阶段 A 保持不变,中期 B 阶段分划成两个阶段,而后期阶段保持不变,十分稳定,直到划分至 6 个阶段时才产生进一步的分化。样地分化重组的划分过程见图 1。

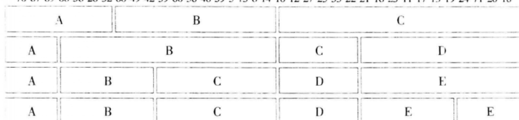


图 1　最优分割法划分演替阶段过程图

根据最优分割的划分过程,结合其生态学意义,将退化喀斯特森林群落的自然恢复过程划分为 5 个演替阶段。具体划分结果见表 3。

表 3　自然恢复演替阶段划分结果

演替阶段		样　地　号	主要组成树种
A	草本群落阶段	70 67 68 69	蕨 茅草
B	灌草灌丛阶段	56 26 32 66 49 42	火棘 悬钩子 小果蔷薇
C	灌木林阶段	39 60 38 48 59 3 15 6 14	烟管荚蒾 细叶铁仔 小叶鼠李 竹叶椒
D	乔林阶段	10 12 27 23 53 22	月月青 圆果化香 白栎 女贞 冬青
E	顶极乔林阶段	21 16 25 11 17 13 19 24 71 20 18	云贵鹅耳枥 翅荚香槐 椤木石楠 领春木 硬斗石栎 朴树

4 结　论

利用典型石灰土生境上的36个样地作为研究对象，通过对应分析及种间联结测定，按各树种不同优势地位，把其分为先锋种组、过渡种组、次顶极种组、顶极种组等4个演替种组。在此基础上，用连续带指数直接梯度分析法构建自然恢复演替系列，用最优分割法划分出草本群落、灌草灌丛、灌木林、乔林、顶极乔林5个演替阶段，成功实现了时空置换。该研究结果较定性处理更为客观，它构成了喀斯特群落自然恢复生态学过程研究的基础。

A STUDY ON ECOLOGICAL PROCESS OF DEGRADED KARST COMMUNITY NATURAL RESTORATION IN CENTRAL GUIZHOU
—CONSTRUCTION OF NATURAL RESTORATION SUCCESSIONAL SERE

Li Yuanyue
(Department of Basically Courses of Guizhou University)
Zhu Xiaoke　　Zhu Shouqian
(Department of Forestry of Guizhou University)

Abstract

Based on the dividing the succession spices groups by the correspondence analysis and the species association, the succession sere was reconstructured by the continuum analysis and the directness grads analysis. The five succession stages were divided by the division method of optimization. So the method of temporal-spatial sere changing was realized successfully.

Keywords: Community of Karst forest, Natural restoration, Succession sere

黔中退化喀斯特群落自然恢复生态学过程研究

——群落组成、结构、生物量动态

李援越　　　　祝小科　朱守谦

（贵州大学基础部）　　（贵州大学林学系）

摘要：对36个不同演替阶段群落物种多样性、结构和生物量进行研究，结果表明：自然恢复演替过程中，由草本至灌木林阶段，群落物种多样性、均匀度、丰富度均不断增加，生态优势度降低；乔林至顶极乔林阶段则正好相反。整个演替过程中群落的盖度上升较快；而密度则呈先增后减的变化趋势；群落的树高、径级随演替进展逐渐增大，群落层次增多，垂直结构渐趋复杂。生物量的变化尤能体现群落功能随演替进展而增强的趋势，演替早期增幅较小，而演替后期生物量的增长较为迅速。

关键词：退化喀斯特森林群落　群落结构　物种多样性　生物量

喀斯特森林群落生境异质性高，其数量特征如物种多样性、均匀度、生态优势度等都与常态地貌的森林群落相应指标有所不同(周政贤，1963；朱守谦，1993，1997)。在自然恢复过程中处于各演替阶段的群落，由于生境条件的差异，群落的物种多样性、结构及功能等特征也存在差异。关于退化喀斯特森林自然恢复的演替系列的构建及演替阶段划分已做了较为系统的研究。进一步阐明不同演替阶段群落的组成、结构、功能等多方面的动态特征，揭示退化喀斯特群落自然恢复的生态学过程的动态规律，可为退化喀斯特森林群落自然恢复各阶段的森林经营、管理措施的制定提供理论依据。

1　研究区概况

见退化喀斯特群落自然恢复生态学过程研究——退化群落的数量分类一文。

2　研究方法

经研究退化喀斯特群落的自然恢复过程可分为5个演替阶段，即草本群落阶段、灌草灌丛

阶段、灌木林阶段、乔林阶段和顶极乔林阶段。选择不同演替阶段的典型群落样地共 36 个，按常规群落调查方法进行调查，其中草本群落样地面积为 2m × 10m，灌草灌丛和灌木林群落为 8m × 20m，乔林和顶极乔林群落为 20m × 30m。

用 Shannon-Wienner 多样性指数、均匀度指数和 Simpson 指数计测不同演替阶段群落的物种多样性、均匀度和生态优势度。

草本群落以及林下草本层的生物量采用 1m × 1m 样方完全收割法进行测定。实测 103 株和 37 株不同种类的灌木和乔木高径生长量及生物量，根据实测样木地上部分生物量 W 与地径（D_0）或胸径（$D_{1.3}$）、树高（H）的相对生长关系拟合预测模型

$$W_{乔} = 0.0365(D_{1.3}^2 H)^{0.9870} \qquad (r = 0.9645^{**} \; n = 103)$$

$$W_{灌} = 0.0423(D_0^2 H)^{0.9285} \qquad (r = 0.9881^{**} \; n = 37)$$

再根据上述公式计算各样地的每木生物量，并分别按乔木层和灌木层进行累计，作为各样地的乔木层和灌木层生物量，然后取各演替阶段所有样地乔、灌层生物量的均值作为该演替阶段的乔、灌层生物量。

3 研究结果与分析

3.1 物种多样性动态

随群落演替进程的发展，物种多样性指数、均匀度、生态优势度和丰富度的变化见表 1。

表 1 不同演替阶段群落的物种多样性变化

	演替阶段	多样性指数	均匀度	生态优势度	丰富度	样 地 号
A	草本群落阶段	4.0100	0.4693	0.4768	13	67,68,69,70
	$n = 4$	(0.3195)	(0.3387)	(0.3298)	(0.1884)	
B	灌草灌丛阶段	7.7880	0.7006	0.1659	29	26,32,42,49,56,66
	$n = 6$	(0.1908)	(0.1081)	(0.4494)	(0.4194)	
C	灌木林阶段	8.0989	0.6881	0.1467	33	3,6,14,15,38,39,48,59,60
	$n = 9$	(0.1713)	(0.1325)	(0.4012)	(0.2466)	
D	乔林阶段	5.7467	0.5902	0.2755	18	10,12,22,23,27,13
	$n = 6$	(0.2325)	(0.1845)	(0.3473)	(0.4667)	
E	顶极乔林阶段	5.6968	0.5728	0.3033	17	11,13,17,18,16,19,20,21,24,
	$n = 11$	(0.3445)	(0.2743)	(0.7073)	(0.4418)	25,71

注：n 为样地数；括号内的数据为变异系数。

演替初期至灌木林阶段，物种丰富度、均匀度及多样性指数随演替的进展呈上升的趋势并在灌木林阶段达到最大之后又逐渐下降。而生态优势度则在灌草灌丛和灌木林阶段最小，之后又逐渐增大。原因在于对干旱、瘠薄生境有较强适应能力的阳性先锋种如火棘、小果蔷薇、

悬钩子、盐肤木等率先侵入,演替早期的草本群落及灌草灌丛阶段生境资源空间较为充足,先锋种数量和种类不断增长,改善了生境条件,具过渡性的常绿灌木种类如烟管荚蒾、球核荚蒾、小叶鼠李、竹叶椒等出现并与之并存,物种数量在灌木林阶段达到最大。但各物种对生境空间资源竞争、利用的结果使群落的生态优势度低,优势种不明显。此后,种间竞争加剧、生境改变及密度效应使先锋种及过渡种的生长受限,个体及种类数量不断下降。自乔林阶段开始,群落物种多样性、丰富度又呈下降趋势。与此同时,与生境条件相适应的次顶极种、顶极种如月月青、女贞、冬青、圆果化香、云贵鹅耳枥、翅荚香槐、樱木石楠等则生长良好,分别在乔林阶段和顶极乔林阶段成为优势树种。其数量虽不很多,但胸径、树高等指标的优势地位使群落的生态优势度明显高于演替早期和中期的群落。

各数量特征的变异系数的变化可以揭示群落演替的特点:演替初期的草本群落阶段生境不稳定、草本植物入侵数量、生长发育、竞争等使群落间物种多样性差异较大。顶极乔林阶段的群落多样性的变异系数也较大,如该阶段的 18 号样地是保存完好的翅荚香槐纯林,其物种多样性较之其他的如云贵鹅耳枥、圆果化香、青冈栎等常绿落叶阔叶混交林群落就低得多,前者样地内生境条件较好,小生境类型较后者少,优势种较明显,物种多样性指数(0.7039)低于后者(4.009 ~ 8.323)。在相同生物气候条件下,喀斯特生境的异质性、演替过程中人为干扰程度及群落接近顶极的程度的差异是造成变异系数较大的根本原因。

3.2 群落树高、径级结构动态

根据各演替阶段群落的调查数据分析,草本群落阶段样地中虽有零星入侵的阳性灌木树种,但数量、盖度均不足以使其成为一个层次。灌草灌丛阶段群落具灌木层和草本层两个层次。至乔林和顶极乔林阶段群落层次分化明显,具乔木层、灌木层、草本层及层间植物的完整层次结构。因此,以下对除草本阶段外的其他演替阶段群落的垂直结构的变化规律进行研究。

通过对各演替阶段群落各高、径级的株数分布变化的分析可揭示群落垂直结构由简单向复杂逐渐演变的规律性,见表 2 及表 3。

树高级、径级的范围随演替进展而增大。灌草灌丛阶段、灌木林阶段、乔林阶段、顶极乔林阶段的树高级变化范围分别为 0.1 ~ 5.5m、0.3 ~ 7.5m、0.5 ~ 15m 和 0.5 ~ 18m。径级 范围:灌草灌丛阶段和灌木林阶段的地径范围分别为 0.2 ~ 5.5cm 和 0.3 ~ 8.0cm,乔林阶段和顶极乔林阶段的胸径范围分别为 0.5 ~ 20cm 和 0.7 ~ 22cm。从层次结构看,灌草灌丛和灌木林阶段只有两个层次:草本层和灌木层,且草本层所占比重较大,其盖度分别为 54% 和 25%。乔林和顶极乔林阶段,群落分为乔木层、灌木层和草本层三个层次,但林下灌木层、草本层地位下降,如其盖度在乔林阶段分别为 14% 和 9%,在顶极乔林阶段分别为 16% 和 5%。说明自然恢复演替过程为群落层次逐步分化、结构趋于复杂的渐进过程。

高、径株数分布比例优势随演替进展由小树高(径)级向大树高(径)级转移。演替早期的灌草灌丛、灌木林群落的主要生活型是灌木,其高度及地径较小,不断的人为干扰使这一特征更加突出,层次结构较为简单。乔林、顶极乔林群落的主要生活型是乔木,乔林阶段群落以树高在 3 ~ 6m、径级为 3 ~ 6cm 的立木居多,顶极乔林阶段占优势的为树高 6m 以上、径级 10cm 以上的大树。顶极乔林阶段的群落层次分化比较明显,有利于群落的自我更新、结构功能的完善

和稳定。

表 2　自然恢复过程中群落不同树高级的株数分布

树高	灌草灌丛阶段		灌木林阶段		树高	乔林阶段		顶极乔林阶段	
m	ZS	PT	ZS	PT	m	ZS	PT	ZS	PT
<0.5	263	22.93	256	16.94	<1	1	0.33	2	0.82
0.5~1	440	38.36	512	33.88	1~2	4	1.33	1	0.41
1~1.5	217	18.92	278	18.40	2~3	22	7.31	11	4.53
1.5~2	133	11.60	193	12.77	3~4	44	14.62	19	7.82
2~2.5	53	4.62	111	7.35	4~5	62	20.60	34	13.99
2.5~3	23	2.01	72	4.77	5~6	44	14.62	32	13.17
3~3.5	8	0.7	40	2.65	6~7	41	13.62	32	13.17
3.5~4	5	0.44	16	1.06	7~8	35	1.63	32	13.17
4~4.5	2	0.17	10	0.66	8~9	13	4.32	20	8.23
4.5~5	2	0.17	4	0.26	9~10	10	3.32	16	6.58
5~5.5	1	0.09	9	0.60	10~11	6	1.99	11	4.53
5.5~6			4	0.26	11~12	11	3.65	13	5.35
6~6.5			3	0.20	12~13	5	1.66	9	3.70
6.5~7			0	0	13~14	2	0.66	4	1.65
7~7.5			3	0.20	14~15	1	0.33	2	0.82
7.5~8					15~16			1	0.40
					16~17			2	0.82
					17~18			1	0.40
					18~19			1	0.40
变异系数	1.3943		1.4763			0.9912		0.9507	

注:ZS代表株数;PT代表百分比(%)

高、径级株数分布的变异系数随演替进程逐渐减小,说明演替早期群落各高、径级之间株数分布的差异较演替后期群落的大。

表 3　自然恢复过程中群落不同径级的株数分布

径级	灌草灌丛阶段		灌木林阶段		径级	乔林阶段		顶极乔林阶段	
cm	ZS	PT	ZS	PT	cm	ZS	PT	ZS	PT
<0.5	318	33.09	525	34.63	<1	1	0.37	0	0
0.5~1	327	34.03	458	30.21	1~2	14	5.19	8	3.28
1~1.5	195	20.29	192	12.66	2~3	28	10.37	22	9.82
1.5~2	64	6.66	102	6.73	3~4	48	17.78	35	14.34
2~2.5	20	2.08	58	3.83	4~5	41	15.19	32	13.00
2.5~3	9	0.91	58	3.83	5~6	35	12.96	30	12.30
3~3.5	10	1.04	55	3.63	6~7	28	10.37	23	9.43
3.5~4	12	1.25	26	1.72	7~8	22	8.15	17	6.97

续表

径级 cm	灌草灌丛阶段		灌木林阶段		径级 cm	乔林阶段		顶极乔林阶段	
	ZS	PT	ZS	PT		ZS	PT	ZS	PT
4~4.5	2	0.21	25	1.65	8~9	14	5.19	17	6.91
4.5~5	1	0.1	8	0.53	9~10	11	4.07	13	5.33
5~5.5	1	0.1	2	0.13	10~11	7	2.59	10	4.10
5.5~6	1	0.1	2	0.13	11~12	4	1.48	7	2.87
6~6.5	1	0.1	2	0.13	12~13	4	1.48	5	2.05
6.5~7			1	0.07	13~14	3	1.11	7	2.87
7~7.5			1	0.07	14~15	3	1.11	4	1.64
7.5~8			1	0.07	15~16	2	0.74	4	1.64
					16~17	2	0.74	4	1.64
					17~18	1	0.37	2	0.82
					18~19	1	0.37	2	0.82
					19~20	1	0.37	0	0
					20~21			1	0.41
					21~22			1	0.41
变异系数	1.6562		1.9903			1.1067		0.9931	

注:ZS代表株数;PT代表百分比(%)。

各演替阶段群落的树高、径级结构动态还可利用Weibull分布做进一步比较分析。Weibull分布是一种适应性较广的统计分布。其理论分布的密度函数公式如下:

$$W(x;\alpha,\beta)=\frac{\alpha}{\beta}\left(\frac{x}{\beta}\right)^{\alpha-1}\exp\left[-\left(\frac{x}{\beta}\right)^{\alpha}\right]$$

其中:参数α、β>0,分别为尺度参数和形状参数。参数个数 $m=2$。

将上述各演替阶段群落的各高、径级株数视为统计样本,高、径级所分组数记为 n。对各个样本是否服从自由度为 $n-(m+1)$ 的Weibull分布进行 χ^2 检验,结果表明它们均服从Weibull分布。各参数以及相应的适合性检验见表4和表5。

表4　各演替阶段群落树高结构的理论分布参数及适合性检验

参数与检验	灌草灌丛阶段 $n=13$	灌木林阶段 $n=16$	乔林阶段 $n=20$	顶极乔林阶段 $n=22$
α	1.3329	1.1273	1.8798	1.8255
β	0.9794	1.1496	6.5824	7.7821
χ^2	17.3188	14.4429	32.8450	28.1242
	$<x^2_{0.05}(10)$	$<x^2_{0.05}(13)$	$<x^2_{0.01}(17)$	$<x^2_{0.05}(19)$
	适合	适合	极适合	适合
峭度	3.8902	5.4344	0.9569	0.6352
偏度	1.5470	1.9005	0.9463	0.7862

表 5 各演替阶段径级结构的理论分布参数及适合性检验

参数与检验	灌草灌丛阶段 $n=11$	灌木林阶段 $n=15$	乔林阶段 $n=15$	顶极乔林阶段 $n=19$
α	1.5259	1.3960	2.4092	2.3717
β	1.1188	1.1492	6.4589	8.0317
χ^2	18.3187	16.1402	23.6455	19.3816
	$< x^2_{0.05}(10)$	$< x^2_{0.05}(12)$	$< x^2_{0.01}(12)$	$< x^2_{0.05}(16)$
	适合	适合	极适合	适合
峭度	8.2898	4.1887	2.2112	0.9335
偏度	2.3858	1.9019	1.3584	1.1361

将不同演替阶段群落的高、径级株数统计数据及其理论分布的拟合曲线绘制为图 1、图 2。

表列材料及图表明各阶段群落的高、径级均适合 Weibull 分布。模型参数有规律性的变化和明确的生物学意义。α 值代表一种平移趋势，其值越大，拟合曲线的峰值偏右(高、径级大的方向)趋势越明显，演替初期的灌草灌丛阶段和灌木林阶段林木株数与树高级和径级分布的 α 值皆较乔林和顶极乔林阶段小，即随演替进展群落高度、林木直径增大，α 值也逐渐增大。β 值的大小影响到拟合曲线的形状，从灌草灌丛阶段至顶极乔林阶段 β 值有逐渐增大的趋势。具较小 β 值的曲线呈倒 J 形，如演替早期的灌草灌丛阶段、灌木林阶段的高、径级小的株数远远大于高、径级大的株数。此时，群落组成种的植株个体小而多，随演替的进行，通过种间、种内的个体竞争，使一批个体较小的竞争力弱的个体死亡，中等高、径级的个体数量相应增多，β 值随之增大。而 β 值越大，其 Weibull 分布越接近正态分布。如演替后期的乔林阶段和顶极乔林阶段的高、径分布即为此情形。说明在某种程度上，β 值可以反映出群落内种间、种内的竞争趋势及结果。即 β 值越小的群落，其种间、种内的个体竞争越激烈。另外，株数与高、径分布拟合曲线的峭度及偏度均随演替进展逐渐减小，即峰值逐渐右移且逐渐减小。随演替进展，群落组成树种的高、径值逐渐增加，各树高、径级的个体数量的差异渐小，群落空间结构渐趋复杂和稳定。

3.3 群落密度、盖度变化动态

群落的密度和盖度的变化规律见表 6。

表 6 自然恢复演替过程中群落密度、盖度变化

	演替阶段	样地数	密度(株/hm²)	盖度(%)
A	草本群落阶段	4	12938	35
			(0.0003)	(0.1435)
B	灌草群落阶段	6	59927	46
			(0.2870)	(0.4691)
C	灌木林阶段	9	94042	75
			(0.2796)	(0.1003)
D	乔林阶段	6	3410	77
			(0.6009)	(0.0945)
E	顶极乔林阶段	11	3170	79
			(0.4712)	(0.1121)

注：括号中的数字为变异系数。

演替早期阶段群落密度以成倍的速度增长,至灌木林阶段达到峰值。表明演替早期的阳

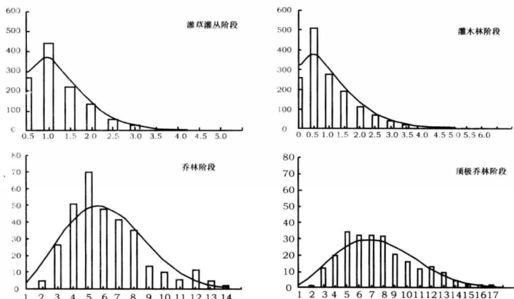


图1　自然恢复演替过程中群落树高结构变化及其 Weibull 分布拟合曲线

注:图中横轴为树高(m)　纵轴为株数(株)。

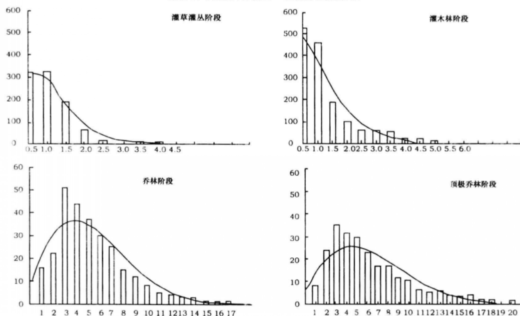


图2　自然恢复过程中群落径级结构变化及其 Weibull 分布拟合曲线图

注:图中横轴为径级(cm)　纵轴为株数(株)。

性先锋种对干旱瘠薄的生境具有很强的适应性,加之资源的相对充足促使先锋种不断侵入定居,以个体数量的剧增尽可能地占据环境资源空间。随着林木个体不断增大,对资源空间的争夺日渐加剧而引起自疏;加之对弱光利用能力、更新能力均较强的次顶极和顶极种的侵入引起的他疏,致使乔林阶段密度急剧下降。各个群落密度下降的速度不一,故密度变异系数较大。由乔林阶段至顶极乔林阶段,影响密度变化的主要是次顶极种和顶极种,前者数量减少的幅度比后者增加的幅度略大,故此阶段的密度较乔林阶段略小。自然恢复演替过程的密度变化过程也体现了演替种组依次替代的过程。

盖度的变化表现为早期阶段增加的速度较快,由草本阶段的35%上升至灌木林阶段的75%,群落郁闭之后,盖度的变化就维持在一定水平。因此,乔林阶段(77%)和顶极乔林阶段(79%)有所增加但变化不大。

3.4. 群落生物量动态

生物量的积累是退化喀斯特森林生态系统生产力发展的结果,同时也是功能恢复的基础。因此,对自然恢复演替过程中生物量动态的研究是十分必要的,不同演替阶段群落生物量测定结果见表7。

表7　自然恢复过程中生物量动态

	演替阶段	生物量(t/hm^2)				
		乔木层	灌木层	草本层	总　计	百分比(%)
A	草本群落阶段			3.7501	3.7501	4.65
				(0.2242)	(0.2242)	
B	灌草灌丛阶段		2.2072	2.1921	4.3933	5.43
			(0.0846)	(0.2509)	(0.0049)	
C	灌木林阶段		11.5124	1.8622	13.3726	16.53
			(0.1665)	(1.3210)	(1.0204)	
D	乔林阶段	33.0691	1.4887	0.4200	35.0048	43.27
		(0.1661)	(0.5944)	(0.1526)	(1.5910)	
E	顶极乔林阶段	79.5593	0.9591	0.3858	0.9042	100
		(0.5587)	(0.7177)	(0.1233)	(1.6889)	

注:括号中的数字为变异系数。

群落生物量随自然恢复演替的进程不断积累增大。演替早期群落的生物量较低且随演替进程增长缓慢,中、后期生物量则成倍增长。原因在于各演替阶段群落物种组成不同所致。演替早期的草本和灌草灌丛阶段群落物种主要是由低矮的草本植物和藤刺小灌木组成,故群落总生物量较低为3.7501 t/hm^2 和4.3993 t/hm^2,且后者仅较前者增加了0.6432 t/hm^2。二者仅占顶极群落生物量的4.65%和5.43%;演替中、后期的灌木林阶段和乔林阶段群落,随着群落内各种乔、灌木树种的出现、生长,群落生物量也较早期迅速增长,为13.3726 t/hm^2 和35.0048 t/hm^2,分别较前两个阶段增加了3.57倍、3.04倍和9.33倍、7.97倍。二者占顶极乔林阶段生物量的比例分别为16.53%和43.275%;演替至顶极乔林阶段,群落的物种组成相对稳定,高、径生长值也较大,群落生物量亦最大,为80.9042 t/hm^2,与前4个阶段相比较,顶极乔林阶段群

落生物量分别是前四者的 21.57 倍、18.42 倍、7.05 倍和 2.31 倍。

群落生物量的构成随自然恢复演替的进程而发生变化。草本群落阶段仅有草本一个层次，故草本层所占群落生物量的比例是 100%。灌草灌丛阶段群落形成两个层次，其中灌木层、草本层生物量占群落生物量的比例恒近，前者为 50.24%，后者为 49.76%。至灌木林阶段，群落中由于各种灌木树种生长占优势，灌木层占群落生物量的比例达最大，为 86.09%，草本层所占比例下降为 13.91%。该阶段群落内已出现次顶极和顶极树种的幼树、幼苗，随演替的进展，树种发生更替，群落层次结构趋于复杂，逐渐形成较典型的群落生境，灌木层的生物量优势逐渐被乔木层所取代，与此同时，草本层生物量比重仍继续下降。至乔林阶段群落，乔木层占群落生物量的比例猛增为 94.47%。而灌木层生物量显著下降为 4.25%，草本层最低为 1.28%。顶极乔林阶段，群落中乔木层占绝对优势，其生物量占群落生物量的比例最高为 98.34%；灌木层为 1.19%，而草本层仅占 0.47%。

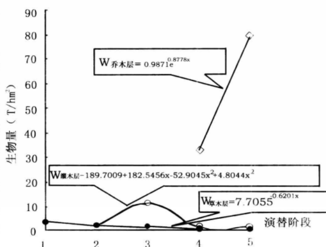


图 3　自然恢复过程生物量变化拟合曲线

● ○ ◇分别表示草本层、灌木层、乔木层生物量的估测值。

对演替过程中群落生物量构成变化进行拟合，拟合曲线(图 3)直观地刻画了不同演替阶段群落生物量构成的变化：

$$W_{草本层} = 7.7055e^{-0.6201x} \qquad r = -0.9518$$

式中 x 取值 1,2,3,4,5，分别表示草本、灌草灌丛、灌木林、乔林、顶极乔林阶段；

采用局部拟合的方法得出演替后期的灌木层、乔木层生物量拟合曲线。

$$W_{灌木层} = -189.7009 + 182.5456x - 52.9045x^2 + 4.8044x^3 \qquad r = 1.000$$

式中 x 取值 2,3,4,5；

$$W_{乔本木层} = 0.9871e^{0.8778x} \qquad r = 1.000$$

式中 x 取值 4,5。

上述各拟合曲线直观地刻画了不同演替阶段群落生物量构成的变化 。随着演替的进行，群落乔木层生物量增大，灌木层生物量亦随演替进程增加，至灌木林阶段达最大，其后又迅速下降，而草本层生物量则急剧减少。从生物量及其构成的角度看，退化喀斯特森林自然恢复过程是群落生物量不断增长的过程，是由草本生物量占优势，逐渐向灌木和乔木占优势的变化过程。生物量的增长和构成的更替意味着群落的功能渐趋完善。

A STUDY ON ECOLOGICAL PROCESS OF DEGRADED KARST COMMUNITY NATURAL RESTORATION IN CENTRAL GUIZHOU — THE DYNAMICS ON COMPOSE, STRUCTURE AND BIOMASS OF COMMUNITY

Li Yuanyue

(Department of Basically Courses of Guizhou University)

Zhu Xiaoke Zhu Shouqian

(Department of Forestry of Guizhou University)

Abstract

The species diversity, structure, and biomass of 36 communities at different succession stages has been studied, the results showed that: the species diversity, evenness, richness increased and ecological dominance decreased gradually in the process from herb stage to tree stage. The trend was just contrary from the tree stage to the climax tree stage. The coverage degree increased fastest. The community density increased firstly and then decreased afterward. The community height and diameter of trees increased as succession developing, with a more and complex layers. The biomass increased slowly in the earlier stage and fastly in the later stage during the succession process.

Key words: Degraded Karst forest community, Community structure, Species diversity, Biomass

黔中退化喀斯特群落自然恢复生态学过程研究

——环境动态特征

李援越　　祝小科　朱守谦

（贵州大学基础部）　　（贵州大学林学系）

摘要：对不同演替阶段的喀斯特群落小气候特征及土壤化学性质进行测定，结果表明：随群落自然恢复演替的进展，距地面1.5m高处日辐射总量、光照强度、气温、地表温度、土壤温度、风速均呈逐渐下降的趋势，而相对湿度则逐渐上升。群落生境条件不断改善，由干旱瘠薄、变化剧烈向温、湿度变化缓和、养分提高的中生生境改变。

关键词：退化喀斯特群落　小气候　动态

在退化喀斯特群落自然恢复过程中，群落与环境相互作用、协同发展。喀斯特生境岩石裸露率高，裂隙、节理发达，土层浅薄，致使土壤持水能力弱，临时性干旱频繁发生，水分成为限制植物生长的主要因子。植物对光能利用、转化及对温、湿度的适应和影响的差异，导致物种的更迭、群落的演替。土壤肥力因素受其上的群落及物种的影响，反过来又作用于物种的生长状况，影响群落物流循环。因此，对这些环境因子及其变化规律的了解，有助于对喀斯特生境异质性及退化喀斯特森林群落自然恢复生态学过程的认识和研究。

1　研究区概况

研究工作在国家"九五"攻关课题"乌江流域岩溶石质山地植被恢复和人工造林技术研究"试验区内进行，位于贵州省修文县长冲村，地理位置26°48′N，106°32′E，属亚热带季风气候区，年均温13.6℃，年降雨量1235mm，分配不均。研究区地质构造较为复杂，碳酸盐类岩层与非碳酸盐类岩层常在垂直方向上呈互层分布，水平方向上呈复区分布。母岩以白云质灰岩为主，间有少量纯质灰岩、砂岩，岩石裸露率高，土壤为黄色石灰土，土层浅薄，石砾含量高，持水量低，易出现临时性干旱。亦有少量硅铝质黄壤。

2 研究方法

在研究区内选择不同演替阶段的群落，观测其群落小气候特征；DYF2型天空辐射表测定辐射特征量；ST-85型自动量程照度计测定光照强度；阿斯曼通风干湿表测定气温及相对湿度；地面温度表和地面最高、最低温度表测定地表温度、地表最高温及最低温。选晴天天气，每日从8:00至20:00间隔2小时进行1次上述各项目的观测。

土壤理化性质测定：开氏法测定全氮；碱熔－钼锑抗比色法测定全磷；氢氧化钠碱熔—火焰光度计法测定全钾；EDTA－铵盐快速测定法测定阳离子交换量；重铬酸钾法测定有机质含量。

3 研究结果

3.1 不同演替阶段群落的小气候特征变化

退化喀斯特森林典型群落各项小气候特征变化的测定结果见表1。

表1 不同演替阶段群落的小气候特征变化

演替阶段	日辐射总量(W/m^2)	日均光照强度(100lx)	相对湿度(%)		气温(℃)		地表温度(℃)		风速(m/s)
			均值	日较差	均值	日较差	均值	日较差	
裸地生境	1652.40	485.41	78.7	19.8	26.0	7.3	26.1	7.0	1.48
草本群落	1255.70	316.43	80.5	32.8	25.8	6.7	25.3	5..9	0.57
灌木林	1026.50	138.13	81.5	20.2	23.3	4.7	22.3	2.7	0.45
乔林	561.80	24.14	82.6	11.6	23.2	3.7	21.8	2.3	0.39

注：观测高度为距地面1.5m。

由表1看出：随演替进展到达活动面(群落冠层)日辐射总量及光照强度均较裸地为低，且呈减小的趋势，演替后期阶段减幅大于早期。灌木林阶段的日辐射总量和光照强度分别为裸地的62.12%和28.46%、草本群落阶段的84.61%和43.63%；乔林阶段的上述两指标也只及裸地的34%和4.97%、草本群落阶段的44.74%和7.63%。光照强度的减弱程度较日辐射总量的减低的程度为大。这是因为冠层吸收特性不同所致，冠层越复杂，反射率就越低。草坡灌丛的反射率为5%左右，而乔林的反射率为5%～8%。

日辐射总量的梯度变化(表2)表明：由于植物的遮蔽作用，各阶段的日辐射总量随测量高度的下降呈明显的减小趋势。但各阶段群落的组成结构存在的明显差异，使得相应的各项指标的减幅差异十分明显。草本植物高度不大、群落密度、盖度均较小，距地面20cm的日辐射总量为其活动面上的日辐射总量的53%；灌木林的组成、结构较为复杂，上层灌木和下层草本阻

截、吸收太阳辐射的结果,使到达活动面以及距地面20cm的日辐射总量只占其活动面上方50cm的61%和26%。林内的光环境与演替早期的草本群落阶段相比有了明显的改变。至乔林阶段更显现出这种植物对于环境的影响作用。其活动面及距地面20cm处的日辐射总量只及活动面上方50cm的21%和9%。也表明群落结构越复杂,对辐射能的利用率越高。

表2 不同演替阶段群落日辐射总量的垂直变化(W/m^2)

演替阶段	距地面20cm	活动面	活动面上50cm
草本群落	841.20	1255.70	1591.10
灌 木 林	444.30	1062.50	1739.00
乔 林	247.80	561.80	2658.30

随着演替的进展,群落的盖度逐渐增大,对太阳辐射、光照的阻截、吸收、反射作用不断增强,加之演替中、后期群落的密度较大、结构复杂,对空气的流通有一定的阻碍作用,因此,气温、地表温度、风速等小气候指标均呈逐渐下降的趋势,而相对湿度则逐渐上升。同时各项指标的日较差也逐渐减小。说明演替早期群落减缓气温升降及减低空气热交换的能力不如演替后期的大。

土壤温度的变化趋势是随演替的进展而逐渐降低并且变化的幅度渐趋缓和,见图1。同一演替阶段群落土壤温度随土壤深度的加深逐渐降低,而且变幅减小,峰值出现的时段逐渐推延。

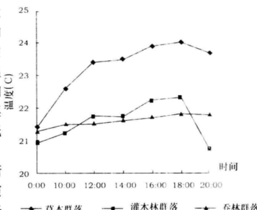


图1 自然恢复不同阶段群落土壤温度日变程

上述结果说明:自然恢复演替过程即为生境由早期温度变化剧烈、空气湿度小的严酷生境向各小气候指标的变化逐渐趋于缓和的中生性生境发展的过程。

3.2 不同演替阶段群落土壤理化性质

土壤化学性质、肥力水平随退化喀斯特森林群落自然恢复过程而发生变化见表3,草本阶段、灌草灌丛阶段的样品取自典型的石灰土地段;灌木林阶段和乔林阶段的样品取自酸性覆盖层。

从表3中可以看出:典型石灰土生境中取样的草本群落,其土壤的有机质含量较高,略高于灌丛灌草群落;这是因为每年草本、枯枝落叶和根系的腐烂进入土壤的数量较灌木群落多,且相对较易分解,腐殖质含量也呈相应的变化趋势。典型石灰土上腐殖质中胡敏酸的比例明显高于富里酸的比例。全氮含量、阳离子交换总量和钙、镁离子交换量也是草本群落高于灌木群落。

从酸性覆盖层上发育的灌木和乔林群落的土壤化学性质看:有机质含量是乔林高于灌木林,而腐殖质含量则是灌木林高于乔林,腐殖质中胡敏酸比例明显比典型石灰土上低,氮、磷、

钾含量和离子交换量在两个阶段中互有高低,无规律性。

表 3　不同演替阶段群落土壤化学性质

演替阶段	层次	全量(%)			有机质(%)	腐殖质(%)	胡敏酸(%)	富里酸(%)	阳离子交换量(me/100g±)			
		氮	磷	钾					总量	钾	钙	镁
草本群落	A	0.4505	0.0193	0.2118	7.8600	1.626	1.173	0.453	16.72	0.890	9.03	3.01
	B	0.1845	0.0109	0.2425	2.5185				9.19	0.077	4.86	1.22
灌草灌丛	A	0.3220	0.0294	0.7721	6.3500	1.482	1.106	0.376	19.81	0.125	10.11	6.55
	B	0.1900	0.0136	1.4454	2.8075				15.49	0.149	7.10	6.51
灌木林	A	0.3180	0.0302	0.5521	9.2390	1.918	0.898	1.021	17.59	0.338	2.98	2.38
	B	0.1315	0.0229	0.3033	2.8635				5.98	0.063	1.19	0.29
乔林	A	0.4335	0.0276	0.2473	11.730	1.456	0.929	0.527	23.78	0.163	7.74	5.36
	B	0.2380	0.0471	0.4373	5.2720				12.87	0.102	4.85	2.44
	C	0.1290	0.0214	1.7547	1.8125							

不同演替阶段群落上述性质的变化趋势不明显。可能与采样的代表性、次生林区人为干扰频繁有关,干扰后群落地上部分变化快,而土壤性质的变化相对滞后,两者不具同步性。这正是时空系列置换研究方法中的一个弱点,演替过程中土壤性质变化动态要与定位监测研究相结合,是今后值得注意的一个问题。

A STUDY ON ECOLOGICAL PROCESS OF DEGRADED KARST COMMUNITY NATURAL RESTORATION IN CENTRAL GUIZHOU —THE CHARACTERS OF ENVIRONMENT CHANGE

Li Yuanyue
(Department of Basically Courses of Guizhou University)
Zhu Xiaoke　　　Zhu Shouqian
(Department of Forestry of Guizhou University)

Abstract

Base on the analysis of the characters of microclimate and soil of Karst community in different succession stage , the research indicated that the total radiant quantity in a day, illumination intensity, air temperature, the temperature of the earth surface, the temperature in the soil, the wind speed decreased, and

the relative humidity increased gradually as the community succession developing. The habitat improved gradually from a drought and strong change to a mild-change and fertile habitat.

Keywords: Community of the degrade Karst forest, Microclimate, Dynamic

土壤种子库和化感作用

贵州修文喀斯特森林土壤种子库研究

龙翠玲　　朱守谦　祝小科

（贵州师范大学资源与环境科学系）　　（贵州大学林学系）

摘要：本文对贵州修文喀斯特森林土壤种子库的结构及其季节性变化进行比较分析。研究结果表明：修文试验区喀斯特森林土壤种子库种子数量可达1906粒/m^2，随演替的进展而增加；相同演替阶段不同群落种子库的生活型组成和物种区系组成均有相对一致性，而种类组成有相对较大差异；各群落种子库种子数量在垂直方向上分布不均匀，随土层加深而减少；各采样季节种子数量在夏初最多，春季次之，秋末和冬季最少；根据种子休眠、发芽等习性不同，将种子库划分为临时性种子库、永久性种子库和偶见性种子库三种类型，以临时性种子库类型为多。

关键词：贵州修文　喀斯特森林　种子库　季节性变化

我国是世界上喀斯特面积最大的国家，由碳酸盐类岩石出露发育的喀斯特面积占全国总面积的1/7（周政贤，1987）。由于喀斯特森林生态系统的脆弱性，在各种自然力和人为干扰作用下，大多已失去森林植被覆盖，逆行演替为草坡和灌丛草坡等次生群落，甚至石漠化。如何保护和恢复喀斯特森林生态系统，改善喀斯特区的生态环境，成为相当严峻的现实问题。因此，喀斯特森林群落繁殖与更新研究，具有十分重要的现实意义。土壤种子库作为潜在的植物种群和原先植被的繁殖体来源，关系到植物群落的更新演替与发展，与植被动态密切相关。是目前国际上植物生态学研究的热点之一。在国外，种子库的研究始于1930年Ridley的经典工作，但主要的研究集中在最近的20年，如对土壤种子库中种子的数量、种子库的动态变化和种子库萌发等方面做了大量的研究（Harper，1977；Lamont，1991；Garwood，1983；Whitmore，1983）等。在我国，种子库的研究起步较晚，研究内容包括种子库的数量和组成（安树青，1996；杨允菲，1995）；土壤种子库中种子的分布格局及种子库寿命（徐化成，1996；杨允菲，1995）；种子休眠及萌发特征（王义弘等，1989）；较多地集中于种子库静态结构的研究。刘济明（1997，2000）对一些喀斯特森林植被类型土壤种子库进行了研究，本文对喀斯特森林不同演替阶段、相同演替阶段不同群落土壤种子库的组成及其季节性变化特征进行研究。旨在了解喀斯特森林土壤种子库的结构与动态变化，为喀斯特森林的经营管理提供理论依据。

1 研究地概况

本研究在贵州省修文县国家"八五"科技攻关课题"乌江流域喀斯特石质山地困难地段人工造林和植被恢复"试验区内进行，试验区地处贵州中部，地理位置为东经 106°36′，北纬 26°51′，平均海拔 1 120m，出露岩石以白云质灰岩为主。具典型的中亚热带高原湿润季风气候，年平均气温 13.6℃，≥10℃活动积温 4 097.4℃；年降雨量 1 235mm，集中分布在 4～9 月；年均相对湿度 83%；全年日照时数 1 359.4h，日照百分率 31%。土壤为黄色石灰土，土层厚 15～24cm，分布不连续，石砾含量高，岩石裸露率 25%左右。现存植被是常绿落叶阔叶林经人为反复严重破坏后，最近经封山育林天然更新起来的演替早期、中期阶段的次生灌木林、藤刺灌丛。本研究选择代表性的演替阶段群落特征分述如下。

草本群落：地势开阔平坦，岩石出露率低，土被连续，土层较深厚，以禾本科草本植被为主。高度 20～30cm，盖度 90%。

灌草丛：草本植物占优势，灌木种类主要由火棘（*Pyracantha fortuneana*）、小果蔷薇（*Rosa cymosa*）等组成，盖度小于 30%。草本主要由铁芒萁、禾本科植物为主，盖度 90%，平均高约 0.4～0.75m，岩石出露极少。

灌丛：以火棘、小果蔷薇等藤刺灌丛为主，盖度 90%。

灌木林：以盐肤木（*Rhus chinensis*）、月月青（*Itea ilicifolia*）、藤黄檀（*Dalbergia hancei*）为主，郁闭度 70%。

乔林：以盐肤木、光皮桦（*Betula luminifera*）为主，郁闭度 60%。

2 研 究 方 法

在前述 5 个阶段中，各选取典型样地，分别于 1997 年 3 月、5 月、8 月和 11 月四个季节用体积为 200cm³ 的环刀在各典型样地中采集土壤，每个样地 4 个重复，在乔林阶段 4 个样地中分 0～5cm，5～10cm，10～15cm 和 15～20cm 四个层次采集土壤，各土样用土壤袋进行分装，带回实验室。将各份土样分别装于花盆中，将花盆置于阳光充足的阳台上。经常浇水以保持土壤湿润，待种子萌发出苗时，记录种类及其数量后清除之。将暂时无法鉴定的幼苗移栽并挂牌标记，直至植株形态能够确认物种名称。待花盆中不再有幼苗出现，将土样取出充分混合搅拌后，再继续萌发试验，持续到不再有种子萌发为止。将种子库的调查数据换算为单位面积（1m²）的种子数量，重复土样种子数量的平均值作为各样地的种子库丰度。

3 结果与分析

3.1 不同演替阶段土壤种子库的结构

表1　不同演替阶段群落的种子库种类组成(5月采样)

生活型		种　名	各演替阶段群落种子库(粒/m²)				
			1	2	3	4	5
Ⅰ	灌木	悬钩子(*Rubus* sp.)				313	63
		木蓝(*Indigofera tinctoria*)			63		
		金丝桃(*Hypurecum chinense*)					1000
Ⅱ	藤本	地瓜藤(*Ficus tikoua*)				250	
Ⅲ	多年生草本	委陵菜(*Potentilla chinensis*)	75	63			63
		头花蓼(*Polygonum chinense*)		63	500		
		糯米草(*Memorialis hirta*)	33	63			63
		清明菜(*Anaphalis flarescens*)		63	63	63	
		苦荬菜(*Ixeris denticulate*)			125	63	63
		狗牙根(*Cynodon dactylon*)	80				
		酢浆草(*Oxalis corniculata*)	53		63		313
		野茼蒿(*Gynura crepidioides*)			125	250	
		蒌蒿(*Artemisia selengensis*)			250	223	63
		细叶风轮菜(*Clinopodium chinense*)			125	63	188
		白花碎米荠(*Cardamine leucantha*)				425	
		风毛菊(*Saussurea japonica*)				63	
		马先蒿(*Pedicularis* sp.)					313
		苔草(*Carex* sp.)			203		741
		谷精草科一种(*Eriocaulaceae* sp.)			113		
		毛茛科一种(*Ranunculaceae* sp.)			125		
Ⅳ	一年生草本	荩草(*Arthraxon hispidus*)		53	425		
		狗尾草(*Setaria viridis*)				113	250
		弯曲碎米荠(*Cardamine flexucsa*)		283			
		一年蓬(*Erigeron annuus*)		75	100		
		龙葵(*Solanum nigrum*)	57			150	
		长萼堇菜(*Viola inconspicua*)	53				
		浅圆齿堇菜(*Viola schneideri*)			50	400	241
		猪殃殃(*Calium aparine*)			25		
		胜红蓟(*Ageratum comyzoides*)	25				
		伞形科一种(*Umbelliferae* sp.)	63				
		菊科一种(*Compositae* sp.)	63				
		莎草科一种(*Cyperaceae* sp.)	63	275			
总数			502	938	2355	2376	3361
记录到的总种数			9	8	15	12	12

表中1,2,3,4,5分别代表草本群落阶段、灌草丛阶段、灌丛阶段、灌木林阶段、乔林阶段。采样深度:0~20cm。

从表 1 可知，修文种子库土样中共有 32 种植物，分属 18 个科，28 个属。从生活型看，无乔木树种出现，只有灌木、藤本、多年生草本和一年生草本。灌木种类占总种数的 9.38%，藤本种类占 3.13%，多年生草本占 50%，一年生草本占 37.5%。从科属组成看，菊科植物最多，占 28.1%，禾本科植物占 9.4%，其次是蔷薇科、莎草科、十字花科、堇菜科分别为 6.3%，其余均为 3.1%。可见，种子库的种类组成以草本植物为主，演替后期阶段有少量的灌木出现，乔林阶段的优势种如响叶杨、光皮桦和木姜子等树种在种子库中均未出现，其原因可能是：响叶杨和光皮桦等乔木种子无休眠特性，种子散布后在适宜的条件下即萌发；且这些树种的种子散布期短，种子寿命亦短，易丧失发芽率，5 月份采样时，此二树种的种子散布期已过。

从表 1 还可知，修文喀斯特植被不同演替阶段群落 0～20cm 土层中有较丰富的植物种子，最少为草本群落阶段 502 粒/m^2，属 9 种植物，最多为乔林阶段 3361 粒/m^2，属 12 种植物，灌丛阶段和灌木林阶段种子库数量相差不大，分别为 2355 粒/m^2 和 2376 粒/m^2，各演替阶段平均 1906 粒/m^2，种子数量随演替的进展而增加，而物种数中期阶段较前期和后期阶段为多。

3.2 相同演替阶段土壤种子库的结构

乔林阶段不同群落的土壤种子库的种类和区系组成见表 2。

表 2 乔林阶段不同群落的种子库组成 （粒/m^2）

生活型		种名	各样地种子数			
			32	06	26	01
Ⅰ	灌木	雅致雾水葛（*Pouzolzia elegans*）	125	.	125	
		悬钩子（*Rubus* sp.）	63	63	563	125
		金丝桃（*Hypericum chinense*）		1000		1563
Ⅱ	藤本	爬山虎（*Parthenocissu stricuspidata*）				84
Ⅲ	多年生草本	蒌　蒿（*Artemisia selengensis*）	188	63		
		苦荬菜（*Ixeris denticulate*）	63	63	111	
		狗牙根（*Cynodon dactylon*）	250			
		苔　草（*Carex* spp.）	125	742	225	1188
		委陵菜（*Potentilla chinensis*）	63	63		
		野茼蒿（*Gynura crepidioides*）	63		63	188
		酢浆草（*Oxalis corniculata*）		313		
		马先蒿（*Pediculari* ssp.）		305		
		糯米草（*Memorialis hirta*）		63		
		细叶风轮菜（*Clinopodium chinense*）		188		
		清明菜（*Anaphalis flarescens*）			63	
		艾　蒿（*Artemisia argyi*）			63	
		裂叶苣荬菜（*Sonchus arvensis*）		475	325	
		四叶葎（*Galium bungei*）			163	

续表

生活型	种名	各样地种子数			
		32	06	26	01
	头花蓼(*Polygonum chinense*)				250
	三角叶风毛菊(*Saussurea japonica*)				63
Ⅳ 一年生草本	斑种草(*Bothriospermum tenellum*)	500			313
	狗尾草(*Setaria viridis*)		250		
	浅圆齿堇菜(*Viola schneideri*)	125	163		163
	胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)		250		
	龙葵(*Solanum nigrum*)			550	63
	一年蓬(*Erigeron annuus*)			1063	250
	一点红(*Emilia sonchifolia*)				188
	鬼针草(*Bidens bipinnata*)				63
	毛茛科一种(Ranunculaceae sp.)	63			
总数		1628	4001	3314	4501
科		7	8	6	8
属		11	11	9	11
总种数		11	14	11	13

从表2中看出,同一演替阶段不同群落的种子库的科、属、种的数量也存在差异。样地32种子库有物种11种,分属7科11属,其中所占比例由大到小依次为唇形科32%,禾本科23.5%,菊科19%,荨麻科和堇菜科各占7.5%,蔷薇科和毛茛科各占3.5%。样地06种子库组成有14种植物,属8科11属,所占比例由多到少依次为菊科33.3%,金丝桃科和禾本科各占20.7%,堇菜科11.6%,酢浆草科6.4%,唇形科3.9%,蔷薇科2.2%,荨麻科1.1%。样地26种子库11种植物,属6科9属,所占比例由多到少依次为菊科56%,蔷薇科22.3%,茄科10.1%,荨麻科和禾本科各占4.7%,茜草科2.2%。样地01有13种植物,分属8科11属,所占比例由多到少依次为金丝桃科36.1%,禾本科27.4%,菊科17.2%,唇形科7.1%,蓼科5.8%,蔷薇科4.0%,堇菜科和茄科各占1.3%。相似性分析表明:各群落科的相似性为0.29~0.71,平均0.53;属的相似性为0.25~0.58,平均0.41,而种的相似性为0.32~0.48,平均0.40。相同演替阶段的4个群落样地种子库的共有种只有悬钩子(*Rubus* sp.)和苔草(*Carex* spp.),占物种总数的6.9%,其他物种在各群落种子库中的分布表现出很大的随机性。

从生活型来看,各样地土壤种子库均无乔木树种出现,共有灌木3种,藤本植物1种,多年生草本植物16种,一年生草本植物9种。同一演替阶段不同群落的种子库组成都以草本植物为主,各样地均有一定数量的灌木出现。从种类组成上看,都是阳性裸地草本和灌木种类。由以上分析得知,相同演替阶段的不同群落,其种子库的生活型组成和物种区系组成均有相对一致性,而种类组成有相对较大差异。

从表3可知,处于同一演替阶段的乔林,不同群落的种子库丰度和物种数也不同。01样地最多,4501粒/m^2,32样地最少,1628粒/m^2,26样地和06样地居中,分别为3314粒/m^{2}和4001粒/m^2。06和32样地的物种数均为11,01样地为13,26样地为14。看来物种数的差异较

种子数的差异为小。野外调查材料表明4个样地的群落组成、层次、密度结构等有一定差异。因此,乔林各样地土壤种子库的种子数量除不确定因素外,可能与草本层有关,因为这决定了种子输入量的多少,而草本层的盖度与上层林木的密度、盖度有关,密度盖度越大,草本层盖度就小,土壤种子数量就少,反之亦然。这种地上群落物种组成及数量分布的随机性和复杂性,引起土壤种子库大小的不确定性。

从表3还可知,由于受到群落物种组成、林分密度、所处物理环境、生物环境等因素的影响,各群落的种子库丰度还因土层厚度有很大的差异。群落0~20cm的土壤中都有活力种子存在,但并不是在这个土壤深度范围内均匀分布,而是由上至下迅速减少,40%~70%的种子分布在0~5cm的土壤中,60%~80%的具活力种子分布在土壤层0~10cm的范围内,10~20cm的土壤中只有大约20%具活力种子。因为土壤中的种子是一个逐渐积累的过程,种子散布到土壤表面后,如不能及时萌发,以休眠的方式等待萌发条件的出现。在此期间由于动物的践踏和随水分、重力而下降,使一些种子不仅存在于地表上层,在一定深度的下层土壤中也存在。草本植物种子活力可以保持很长的时间,从而使一些土壤深层的种子仍保持活力成为可能。在实验过程中发现,土壤物理结构也是影响种子垂直分布的重要原因,由于经常性放牧、动物践踏造成土壤板结,种子难以下渗,使某些样地内土壤下层缺乏具活力种子。

表3 各群落不同土层深度种子库丰度 (粒/m^2)

群落样地号	各土层种子数				合计	物种数
	0~5cm	5~10cm	10~15cm	15~20cm		
06	1375	1438	63	1125	4001	11
01	2750	1313	125	313	4501	14
32	688	688	188	63	1627	11
26	1875	188	1188	63	3314	13

3.3 种子库结构的季节性变化

各演替阶段不同季节的种子库组成见表4。

材料表明,3月份草本群落阶段种子库物种组成共3个科,禾本科植物占51.85%,菊科35.19%,堇菜科12.96%;灌草丛阶段共6个科,禾本科植物占39.17%,菊科30.83%,堇菜科12.5%,其他桑科、蔷薇科、未鉴定种各占5.83%;灌丛阶段共13个科,禾本科植物占36.11%,其次金丝桃科18.16%,菊科11.27%,酢浆草科8.14%,蔷薇科6.26%,豆科和堇菜科各4.80%,蓼科3.13%,其他百合科、唇形科、荨麻科、樟科、芸香科各占1.46%;灌木林阶段共6个科,禾本科植物占32.39%,桑科16.20%,蔷薇科15.49%,菊科14.79%,十字花科和茜草科各占10.56%;乔林阶段共5个科,菊科植物占36.37%,禾本科32.17%,堇菜科16.08%,荨麻科10.49%,茄科4.90%。可见,3月各演替阶段种子库均以禾本科和菊科植物为主,灌丛阶段土壤种子库中物种组成最丰富,其次为演替后期阶段,演替早期阶段最少。

5月份草本群落阶段共9个科,所占比例由多到少依次为禾本科30.77%,蔷薇科和伞形科各占14.42%,其他荨麻科、酢浆草科、茄科、堇菜科、菊科和莎草科各占6.73%;灌草丛阶段共有8个科,所占比例由多到少依次为莎草科49.78%,十字花科24.66%,菊科9.87%,其他蓼

科、蔷薇科、荨麻科、禾本科和豆科分别为 3.14%；灌丛阶段共 10 个科，所占比例由多到少依次为禾本科 35.00%，菊科 26.40%，蓼科 12.60%，堇菜科 6.40%，谷精草科 7.80%，其他唇形科、毛茛科、茜草科分别为 3.00%，豆科、酢浆草科分别为 1.40%；灌木林阶段共 8 个科，所占比例由多到少依次为堇菜科 26.91%，菊科 18.00%，十字花科 16.74%，禾本科 8.26%，桑科和茄科各为 6.78%，唇形科 1.48%；乔林阶段共 9 个科，所占比例由多到少依次为禾本科 27.98%，金丝桃科 27.97%，菊科 17.18%，酢浆草科 8.59%，堇菜科 7.05%，唇形科 5.07%，蔷薇科 3.08%，其他茄科、荨麻科各为 1.54%。可见，5 月份各演替阶段种子库均以禾本科、莎草科、菊科和蔷薇科为主，仍是灌丛阶段土壤种子库中物种最丰富，演替早期和后期阶段物种数量差别不大。

表 4　不同季节的种子库组成(粒/m²)及比例(%)

演替阶段	植物种类	3 月		5 月		8 月		11 月	
		种子数	比率(%)	种子数	比率(%)	种子数	比率(%)	种子数	比率(%)
草本群落阶段	浅圆齿堇菜(*Viola schneideri*)	63	7.18			63	20.06		
	蒌　蒿(*Artemisia selengensis*)	188	21.44			188	59.82		
	狗尾草(*Setaria viridis*)	438	49.94						
	裂叶苣荬菜(*Sonchus arvensis*)	125	14.25						
	未鉴定种	63	7.18						
	委陵菜(*Potentilla chinensis*)			75	14.94				
	糯米草(*Memorialis hirta*)			43	8.57				
	狗牙根(*Cynodon dactylon*)			114	22.71	63	20.06		
	酢浆草(*Oxalis corniculata*)			63	12.55				
	龙　葵(*Solanum nigrum*)			63	12.55				
	长萼堇菜(*Viola inconspicua*)			23	4.58				
	伞形科一种(Umbelliferae sp.)			25	4.98				
	菊科一种(Compositae sp.)			33	6.57				
	莎草科一种(Cyperaceae sp.)			63	12.55				
	马　兰(*Kalimeris indica*)							125	49.80
	悬钩子(*Rubus* sp.)							63	25.10
	头花蓼(*Polygonum chinense*)							63	25.10
	合　计	877	100	502	100	314	100	251	100
灌草丛阶段	苔　草(*Carex* sp.)	125	12.46						
	浅圆齿堇菜(*Viola schneideri*)	125	12.46						
	地瓜藤(*Ficus tikoua*)	63	6.28						
	野茼蒿(*Gynura crepidioides*)	63	6.28			313	62.48		
	火　棘(*Pyracantha fortuneana*)	63	6.28						
	蒌　蒿(*Artemisia selengensis*)	188	18.74						
	狗尾草(*Setaria viridis*)	250	24.93						
	裂叶苣荬菜(*Sonchus arvensis*)	63	6.28			125	24.95		
	未鉴定种	63	6.28						
	头花蓼(*Polygonum chinense*)			63	6.72				
	委陵菜(*Potentilla chinensis*)			63	6.72				
	糯米草(*Memorialis hirta*)			53	5.65				
	清明菜(*Anaphalis flarescens*)			23	2.45				
	荩　草(*Arthraxon hispidus*)			63	6.72				
	弯曲碎米荠(*Cardamine flexucsa*)			210	22.39	63	12.57		
	一年蓬(*Erigeron annuus*)			125	13.33				

续表

演替阶段	植物种类	3月		5月		8月		11月	
		种子数	比率(%)	种子数	比率(%)	种子数	比率(%)	种子数	比率(%)
	木 蓝（*Indigofera tinctoria*）					63		6.72	
	莎草科一种（Cyperaceae sp.）					275		29.32	
501	合100计	1003		100		938		100	
灌丛阶段	苔 草（*Carex* sp.）	438	11.29	250	10.62	1125	40.89	188	30.03
	浅圆齿堇菜（*Viola schneideri*）	188	4.84	250	10.62	63	2.29		
	火 棘（*Pyracantha fortuneana*）	125	3.22						
	狗尾草（*Setaria viridis*）	438	11.29			250	9.09	188	30.03
	木 蓝（*Indigofera tinctoria*）	188	4.84	63	2.68				
	酢浆草（*Oxalis corniculata*）	313	8.06	63	2.68				
	头花蓼（*Polygonum chinense*）	125	3.22	500	21.23				
	菝 葜（*Smilax china*）	63	1.62						
	东方草莓（*Fragaria orientalis*）	125	3.22			63	2.29	250	39.94
	野茼蒿（*Gynura crepidioides*）	375	9.66	98	4.16	1250	45.44		
	细叶风轮菜（*Clinopodium chinense*）	63	1.62	105	4.46				
	荨麻科一种（Urticaceae sp.）	63	1.62						
	金丝桃（*Hypericum chinense*）	688	17.73						
	木姜子（*Litsea pungens*）	63	1.62						
	荩 草（*Arthraxon hispidus*）	500	12.88	625	26.54				
	马 兰（*Kalimeris indica*）	63	1.62						
	竹叶椒（*Zanthoxylum planispinum*）	63	1.62						
	清明菜（*Anaphalis flarescens*）			63	2.68				
	苦荬菜（*Ixeris denticulate*）			75	3.18				
	萎 蒿（*Artemisia selengensis*）			50	2.13				
	谷精草科一种（Eriocaulaceae sp.）			63	2.68				
	毛茛科一种（Ranunculaceae sp.）			75	3.18				
	一年蓬（*Erigeron annuus*）			50	2.13				
	猪殃殃（*Galium aparine*）			25	1.06				
	合 计	3881	100	2355	100	2751	100	626	100
灌木林阶段	苔 草（*Carex* sp.）	63	5.29					625	32.23
	地瓜藤（*Ficus tikoua*）	188	15.79	250	10.52			188	9.69
	萎 蒿（*Artemisia selengensis*）	63	5.29	250	10.52	250	39.94	63	3.25
	狗尾草（*Setaria viridis*）	313	26.28	313	13.17	63	10.06		
	野茼蒿（*Gynura crepidioides*）	63	5.29	250	10.52	250	39.94	625	32.23
	爬山虎（*Parthenocissus tricuspidata*）	125	10.50						
	白悬钩子（*Rubus phoenicolasius*）	63	5.29						
	四叶葎（*Galium bungei*）	125	10.50						
	齿缘苦荬菜（*Ixeris dentate*）	63	5.29	63	2.65				
	弯曲碎米荠（*Cardamine flexucsa*）	125	10.50					125	6.45
	悬钩子（*Rubus* sp.）			261	10.98				
	榕属一种（*Ficus* sp.）			225	9.47				
	清明菜（*Anaphalis flarescens*）			63	2.65				
	细叶风轮菜（*Clinopodium chinens*）			63	2.65				
	白花碎米荠（*Cardamine leucantha*）			325	13.68				
	风毛菊（*Saussurea japonica*）			63	2.65			250	12.89
	龙 葵（*Solanum nigrum*）			150	6.31				
	浅圆齿堇菜（*Viola schneideri*）			100	4.21	63	10.06	63	3.25
	合 计	1191	100	2376	100	626	100	1939	100

续表

演替阶段	植物种类	3月		5月		8月		11月	
		种子数	比率(%)	种子数	比率(%)	种子数	比率(%)	和子数	比率(%)
乔林阶段	苔草(*Carex* sp.)	313	26.30	250	2231	63	7.74	63	20.06
	浅圆齿堇菜(*Viola schneideri*)	188	15.80	250	7.44				
	狗尾草(*Setaria viridis*)	63	5.29	250	7.44			63	20.06
	野茼蒿(*Gynura crepidioides*)	125	10.50			438	53.81		
	荨麻科一种(Urticaceae sp.)	125	10.50						
	马兰(*Kalimeris indica*)	125	10.50						
	齿缘苦荬菜(*Ixeris dentate*)	63	5.29						
	少花龙葵(*Solanum photeinocarpum*)	63	5.29	63	1.87	125	15.36	125	39.81
	菊科一种(*Compositae* sp.)	125	10.50						
	悬钩子(*Rubus* sp.)			63	1.87	125	15.36	63	20.06
	金丝桃(*Hypericum chinense*)			1000	29.75				
	委陵菜(*Potentilla chinensis*)			63	1.87				
	糯米草(*Memorialis hirta*)			63	1.87				
	酢浆草(*Oxalis corniculata*)			313	9.31				
	蒌蒿(*Artemisia selengensis*)			63	1.87				
	细叶风轮菜(*Clinopodium chinense*)			120	3.57	63	7.74		
	马先蒿(*Pedicularis* sp.)			113	3.36				
	胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)			250	7.44				
	合　计	1190	100	3361	100	814	100	314	100

8月份草本群落阶段共3个科、所占比例由多到少依次为菊科63.16%，堇菜科和禾本科各占18.42%；灌草丛阶段共2个科，所占比例由多到少依次为菊科88.33%，十字花科11.67%；灌丛阶段共4个科，所占比例由多到少依次为禾本科50.29%，菊科45.69%，堇菜科和蔷薇科各占2.01%；灌木林阶段共3个科，所占比例由多到少依次为菊科82.06%，禾本科和堇菜科分别为8.97%；乔林阶段共5个科，所占比例由多到少依次为菊科55.56%，茄科和蔷薇科分别为15.15%，禾本科和唇形科分别为7.07%。可见，8月份各演替阶段的种子库组成均以菊科、禾本科为主，乔林阶段的物种数稍多于灌草丛阶段和草本群落阶段。

11月份草本群落阶段共3个科，所占比例由多到少依次为菊科51.72%，蔷薇科和蓼科分别为24.14%；灌草丛阶段无种子萌发；灌丛阶段共2个科，禾本科58.98%，蔷薇科41.02%；灌木林阶段共5个科，菊科48.75%，禾本科32.64%，桑科9.50%，十字花科6.20%，堇菜科2.89%；乔林阶段共3个科，茄科41.67%，禾本科38.88%，蔷薇科19.44%。可见，11月份各演替阶段种子库均以菊科、禾本科、蔷薇科为主，灌木林阶段较其他演替阶段物种丰富。

由上分析得知，同一演替阶段群落种子库中3月和5月的科、属、种及种子数较8月和11月的多，这部分是因为多数草本植物种类在春末夏初种子成熟散布，经过夏季的光、温条件后便萌发，到秋季至春末则因为经过大量萌发后，在土壤中很少或没有它们的种子。不同季节种子库中种类组成的差异则与种子输入的不确定性，种子休眠、发芽特性不同有关。

4 结论与讨论

4.1 修文喀斯特森林不同演替阶段种子库数量平均为1 906粒/m²,随演替进展而增加。种类组成以草本植物为主,有少量灌木种类,无乔木树种出现。处于同一演替阶段乔林的不同群落,其种子库数量也存在较大差异,种子库的生活型组成和物种区系组成均有相对一致性,而种类组成有相对较大差异。同一演替阶段不同土层的种子库数量随土层的加深而减少。同一演替阶段群落种子库中3月和5月的科、属、种及种子数较8月和11月的多,不同季节种子库中种类组成的差异则与种子输入的不确定性、种子休眠、发芽特性不同有关。因此,土壤种子库丰度因演替阶段、采样深度、采样季节的差异而表现出较大的不确定性。

4.2 国外学者曾根据植物类型及其种子的萌发与休眠特性对种子库的种类成分进行类型划分。Thompson和Grime J.P.将土壤种子库归纳为4个类型:第一种类型是一些一年生田间杂草,这类植物能产生大量具有短暂休眠的种子,于春末和夏季成熟后散布,在土壤中休眠,经历了夏季的光、温条件后便萌发。第二种类型主要是一些生长在温暖地带的一年生和多年生草本植物,它们的种子在秋季成熟和散布,在土壤中进入休眠。第三种类型多为一些一年生的牧草,它们的种子在夏末秋初成熟和散布,其中大部分种子都会很快萌发,而少量种子会休眠而进入到持久种子库中。第四种类型为一些能产生多数而具休眠特性种子的植物,它们的种子成熟后,只有少数较快萌发,而大部分都处于休眠状态而进入持久土壤种子库中。随后N.Nakagoshi把日本的温带森林地区不同类型群落的土壤种子库的种子划分为3种类型:第一种类型A是指在生长季节,土壤种子库中因种子萌发而不存在有活力的种子,这与Thompson等人所指的第一、二种类型相似;而类型B是指在生长季节,土壤种子库中的种子数量大为减少,这与第三种类型一样;类型C是永久性种子库,土壤种子库在全年中基本上保持着数量多而稳定的种子,这也就是Thompson等所说的第四种类型。在我们的研究中,有一些种类如苔草(*Carex* sp.)、蒌蒿(*Artemisia selengensis*)、野茼蒿(*Gynura crepidioides*)、龙葵(*Solanum photeinocarpum*)等多年生植物,它们的种子成熟后,只有少数较快萌发,而大部分都处于休眠状态,它们的种子库在全年基本上保持着数量稳定,季节性变化不大,在各采样季节的种子库中都有它们的存在,这相当于Thompson等划分的第四种类型和N.Nakagoshi划分的C类种子库,并称之为永久性种子库。而很多种类在3~5月大量出现,如浅圆齿堇菜(*Viola schneideri*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、荩草(*Arthraxon hispidus*)等一年生杂草,这些种类能产生大量具有短暂休眠的种子,于春末和夏季成熟后散布,在土壤中休眠,经历了夏季的光、温条件后便萌发。所以,在土壤中于夏季存在着它们大量的种子,而秋季至春末则因为经过大量萌发后,在土壤中很少或没有它们的种子,此类型种子最多。这相当于Thomoson划分的第一类型和N.Nakagoshi所划分的A类型,我们称之为临时性种子库。除此之外,大部分种类只是在某个季节大量出现,而在其他季节却没有分布,可称其为偶见性种子库,这主要与种子输入的不确定性有关,也与植物种子的萌发与休眠特征有关。

A STUDY OF SOIL SEED BANK IN THE XIUWEN KARST FOREST

Long Cuiling

(Department of Resources and Environment Science, Guizhou Normal University)

Zhu Shouqian Zhu Xiaoke

(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

The structure and seasonal variation of soil seed bank of Karst forest in Xiuwen were studied. It showed that the seed number in soil seed bank in Xiuwen amounted to 1907 grains · m^{-2} and increased with the succession advancing. The life form and species system in soil seed bank in different community of the same succession stage were comparative unity, but the composition of species was difference. The seed numbers of every community were uneven in the vertical direction and decreased with the soil layer deepening. The seed numbers in the early summer were the most abundant, the second is in spring and less in autumn and winter. The soil seed bank in Xiuwen should be divided into three types by their quantity in different season, the Temporary type, Ever lasting type and Occasional type.

Key words: Xiuwen, Karst forest, Soil seed bank, Seasonal variation

贵州茂兰喀斯特森林土壤种子库研究

龙翠玲　　　　朱守谦　喻理飞

（贵州师范大学资源与环境科学系）　　（贵州大学林学系）

摘要：本文对茂兰喀斯特森林不同演替阶段和不同小生境土壤种子库进行研究，结果表明：不同演替阶段种子数量分别达 99～2 229 粒/m^2，平均 946 粒/m^2，种子数量和物种多样性呈演替前期较少，中期增多，后期又复减少的变化趋势。石面生境上的种子数量平均为 375 粒/m^2，在演替早期阶段石面与土面的种子数量差异显著，演替后期阶段差异减小。种类组成以演替前期禾本科和菊科植物占优势，有少量演替中期木本植物的种子，完全没有演替后期木本植物的种子。

本文还对土壤种子库中无性繁殖体的数量及在植被动态中的作用进行了探索和讨论。并对茂兰和修文两地喀斯特森林的土壤种子库特征进行了比较。

关键词：喀斯特森林　土壤种子库　土壤芽库　小生境

植物种子成熟后，不管它以何种方式传播，最终都会随机地散落地上。其中很少数刚好落到合适的环境而萌发，大部分因得不到适宜的条件萌发失去活力而死亡，另一些类型因具有休眠特性而得以保持着活力留在土壤中。这种存在于确定面积的土壤表面及其下的土层中具有活力的种子总数称为土壤种子库(Soil seed bank)。土壤种子库作为潜在的植物种群，在植物种群生活史中占有十分重要的地位，是植被恢复和天然更新的基础，与植被动态密切相关。种子库最初的研究对象集中于草原、耕作土，20 世纪 70 年代后期开始了广泛的研究，内容涉及种子库的数量和组成(Harper, 1977; Silvertown, 1982; Thompson & Grime, 1979; Major & Pyott, 1966; Hall & Swaine, 1980; 熊利民等, 1992; 安树青等, 1996)，土壤种子库中种子的分布格局及种子库寿命(Lamont, 1991; Bigwood & Inouye, 1988; Thompson & Grime, 1979; Whitemore, 1983; 徐化成, 1996; 杨允菲等, 1995)，种子休眠及萌发特性(Wipple, 1978; 王义弘等, 1989)，种子的生产、散布和更新(Pedro Francisco, 1996; Vander Valk, et al., 1978; Denslow, 1990; 杨允菲, 1994; 刘庆洪, 1988; 祝宁等, 1992)，动物及外界因子对种子库的影响(鲁长虎等, 1997)，不同演替阶段种子库

的比较(Ponelan,1980;Houle,1988;熊利民等,1992;黄忠良等,1996),不同群落类型种子库特征研究(Hall & Swaine,1980;Guadalupe,1993;Houle,1988;Nakagoski,1984)等。

我国是世界上喀斯特分布最广的国家,面积达130万km^2,约占全国总面积的1/7。喀斯特地区由于生态条件特殊,其上的植被破坏后不易恢复,因此,研究喀斯特森林的繁殖与更新对喀斯特森林的保护与持续利用具有重要的现实意义。在我国贵州茂兰喀斯特自然保护区保存着全球同纬度地区仅存的一片原生性较强的喀斯特森林(周政贤,1987),为我们全面研究喀斯特森林生态系统提供了良好的场所。本文从土壤种子库的角度研究喀斯特森林的繁殖更新潜力。关于喀斯特森林土壤种子库,刘济明(1997,2000)做了一些研究。然而,喀斯特地貌小生境类型多样是导致喀斯特区生态环境严酷和异质性高的直接原因。喀斯特生境是由多种小生境类型镶嵌构成的复合体(朱守谦,1993),喀斯特植被的存在实质上是对不同小生境资源综合利用的结果。因此,这里在研究喀斯特植被不同演替阶段土壤种子库的同时,对石面和土面两种主要小生境类型的土壤种子库进行比较分析,探索植被对小生境资源的利用潜力。还对土壤种子库中无性繁殖体数量和种类进行统计,评价其在植被的繁殖更新过程中的作用。为喀斯特地区的植被自然恢复措施的制定提供理论依据,同时也丰富了恢复生态学的内容。

1 研究地概况

研究地点位于贵州省南部荔波县黔、桂交界处的茂兰国家级自然保护区内,地理位置为东经107°52′10″~108°05′04″,北纬25°09′20″~25°20′50″,总面积2万hm^2,区内最高海拔1078.6m,最低海拔430m,平均海拔800m以上。全区除局部地点覆盖有少量砂页岩外,主要是由纯质石灰岩及白云岩发育的喀斯特地貌,岩石裸露率达80%以上。该区地处中亚热带南缘,年均温18.3℃,≥10℃活动积温5 767.9℃,生长期315d,全年降水量1 320.5mm,集中分布于4~10月;年均相对湿度80%;年均霜日7.3d;全年日照时数1 272.8h,日照百分率29%,7~9月达39%~43%。区内土壤以黑色石灰土为主,土层浅薄且不连续,地表水缺乏,土体持水量较低。森林是典型的亚热带喀斯特森林植被,其组成树种多耐旱、喜钙类型,如圆果化香(*Platycarya longipes*)、圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*)、青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)、光叶榉(*Zelkava serrata*)、小叶栾树(*Koelreuteria minor*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、樟叶槭(*Acer cinnamomifolium*)、椤木石楠(*Photinia davidsoniae*)、齿叶黄皮(*Clausena dunniana*)等。根据退化程度的不同,将退化喀斯特森林划分为草本群落阶段、灌草群落阶段、灌木灌丛阶段、灌乔过渡阶段、乔林阶段和顶极常绿娩叶阔叶林阶段6个自然恢复演替阶段(喻理飞,1998)。

2 研究方法

在试验区范围内选取不同演替阶段的典型群落,用体积为200cm^3的环刀分别在各群落的石面和土面生境中采取土样,由于土层浅薄,土面上取样深度只取0~10cm。选取地势较平坦的石面,收集其上的枯枝落叶层,取样大小以环刀定容。4个环刀为一个土样,每个小生境两

次重复。用萌芽法计测土壤种子库的种子数,方法见贵州修文喀斯特森林土壤种子库研究一文。由于茂兰喀斯特森林中岩石裸露率高,石面是主要小生境类型,因此,每个演替阶段除了取土面 0~10cm 土样外,均在石面上取一份相同体积的土样,以石面上枯枝落叶厚度平均为1cm,换算成石面种子库丰度(粒/m^2)。并以平均岩石裸露率(0.85)和土面面积比例(0.15)为权重,求得加权平均数为各演替阶段群落种子库丰度。

3 结果与分析

3.1 不同演替阶段土壤种子库的组成及丰度

根据植物的生活型将种子库的种类分成乔木、灌木、藤本(含具匍匐茎植物)、多年生植物和一年生植物五种类型。从表 1 可知,土样中有 50 种植物,分属 23 个科 44 个属。乔木种数占总种数的 4.0%,灌木占 10%,藤本占 10%,多年生草本占 46%,一年生草本占 30%。其中菊科植物占 26%,唇形科占 10%,堇菜科、荨麻科各占 6%,蔷薇科、茜草科、禾本科、十字花科分别占 4%,其他均为 2.4%。可见,茂兰不同演替阶段喀斯特群落土壤种子库组成均以草本菊科植物为主,有少数乔木树种出现,为演替早期和中期树种,无演替后期树种。草灌群落阶段物种数为 25 种,灌木灌丛阶段为 28 种,灌乔过渡阶段为 19 种,乔林阶段 18 种,草本群落阶段和顶极群落阶段相对较少,均为 14 种,上述数据统计表明:在退化喀斯特森林生态系统的恢复过程中,土壤种子库物种数量的变化呈前期较少,中期增多,后期又复减少的变化趋势。

不同演替阶段种子库的数量最少为顶极群落阶段 99 粒/m^2,最多为草本群落阶段 2 229 粒/m^2,平均为 946 粒/m^2,随演替的进展种子数量减少。

3.2 小生境土壤种子库的组成及丰度

表 1 还反映了喀斯特群落中土面和石面小生境的种子库组成情况。各小生境种子库种类组成均以草本植物为主,但一年生草本植物种类和多年生草本植物种类所占的比例不尽相同,见图 1、图 2。土面生境上前三个演替阶段两者的数量比例变化趋势与石面上的基本一致,但在灌乔过渡阶段土面生境上的多年生草本增加,而石面上的则减少,一年生草本变化情况则相反。顶极群落阶段石面上的多年生草本和一年生草本均增加,而土面一年生草本却减少,这主要是由于土面上的多年生菊科植物如苦荬菜、风毛菊等种类增加、一年生菊科植物减少所致。土面生境与石面生境的藤本种类所占比例相差不大,乔木和灌木所占的比例石面生境上均多于土面生境的,这可能与二者的微生态条件存在差异有关。

土面和石面生境的种子库物种区系组成也不尽相同,原因除了受小生境环境条件的差异影响外,还与该生境所处的群落演替阶段有关,见图 3、图 4。如图所示,在群落演替前期的草本群落阶段,土面上的物种数量大于石面的,其原因是演替初期草本群落高度小,盖度低,石面上的枯枝落叶积累量少,土粒也少,生境条件较土面严酷,不利于种子的存留和活力保持,且易

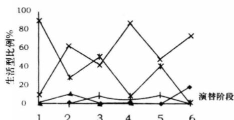


图1 各演替阶段群落土面生境的种子库生活型组成
(以该生活型个体数/土面全部个体数为指标)

—◆— 乔木　—+— 灌木
—▲— 藤木　—×— 多年生草本
—✱— 一年生草本

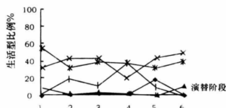


图2 各演替阶段群落石面生境的种子库生活型组成
(以该生活型个体数/石面全部个体数为指标)

—◆— 乔木　—+— 灌木
—▲— 藤木　—×— 多年生草本
—✱— 一年生草本

于被风力和流水带走。在群落演替中期的灌木灌丛和灌乔过渡阶段,随着乔、灌木的生长发育,石面生境条件得到了改善,种源增加,枯枝落叶的存在、干燥疏松的条件反而较土面更利于植物种子的留存和生活力的保存,因此石面上的物种数多于或恒等于土面上的物种数。顶极群落阶段,石面和土面上的生境条件基本一致,两者的物种组成数量恒近,但都少于其他演替阶段,因为在演替后期阶段林下草本植物减少,乔木树种种子生活力保持时间短,还易受动物、昆虫取食。以上充分说明了乔灌木侵入定居生长对喀斯特生境的改善作用,它不但有利于树木的生长,也有利于土壤种子库种子的贮存,从而为喀斯特植被自然恢复提供了重要的环境条件和物质基础。

表1　茂兰喀斯特森林土壤种子库组成及丰度(粒/m^2)(5月采样)

物　　种	1		2		3		4		5		6	
	种子数		种子数		种子数		种子数		种子数		种子数	
	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ
乔　木												
香叶树(*Lindea communis*)											15	
盐肤木(*Rhus chinensis*)					25					40		
灌　木												
悬钩子(*Rubus* sp.)		13		32	63	10	63	10				
雅致雾水葛(*Pouzolzia elegans*)				50	63	13		11		13		
水　麻(*Debregeasis edulis*)					63			10	25	38		
木　蓝(*Indigofera tinctoria*)						25						
金丝桃 *Hypericum chinense*							63					
藤　本												
爬山虎(*Parthenocissus tricuspidata*)		25	55					13				
地瓜藤(*Ficus tikoua*)			71			13						
白　英(*Solanum lyratum*)				38		25			13			
防　己(*Sinomenium acutum*)											13	

续表

物种	1		2		3		4		5		6	
	种子数		种子数		种子数		种子数		种子数		种子数	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
薯芋(*Dioscorea opposita*)												13
多年生草本												
艾蒿(*Artemisia argyi*)	120			13					13			
蕨(*Pteridophyta* sp.)	145		63			18						
蒌蒿(*Artemisia selengensis*)	123	103			63	25						
苦荬菜(*Ixeris denticulate*)	124	88		88		30	63		25	25	18	15
狗牙根(*Cynodon dactylon*)	109	63	75	17		25	88	13	23			
酢浆草(*Oxalis corniculata*)	187			13	58	28			63			
翻白委陵菜(*Potentilla chinensis*)	202											
糯米草(*Memorialis hirta*)			75	38						22		
风毛菊(*Saussurea japonica*)			50	38					33			
野茼蒿(*Gynura crepidioides*)			150		88						23	
积雪草(*Erigeron multifolius*)			100	13								
细叶风轮菜(*Clinopodium chinense*)			48								13	
鞘柄乌头(*Aconitum vaginatum*)			125		50							
裂叶苣荬菜(*Sonchus arvensis*)			88	38	63	25	25					
牛至(*Origanum vulgare*)				63			25	13		13		
高山金挖耳(*Carpesium lipskyi*)						15		15				
四叶葎(*Galium bungei*)						18						
马兰(*Kalimeris indica*)							354					15
鬼针草(*Bidens tripartite*)							25					
齿缘苦荬菜一种(*Ixeris dentate*)											8	
马先蒿(*Pedicularis sp.*)											5	
苔草(Carex *sp.*)			63	13	13	15		10	125		8	
白花碎米荠(*Cardamine leucantha*)												7
一年生草本												
胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)	942	342		88	125				50	20		10
一年蓬(*Erigeron annuus*)	179	45	138	31	116	33			87	13		
紫苏(*Perilla frutescens*)	124	63						10				8
一点红(*Emilia sonchifolia*)	62	65			50		43			18		
浅圆齿堇菜(*Viola schneideri*)	163		63		38	25	63		63			
爵床科一种(Acanthaceae sp.)			63		13							

续表

物种	1 种子数		2 种子数		3 种子数		4 种子数		5 种子数		6 种子数	
	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ
猪殃殃(*Calium aparine*)			113			10						
狗尾草(*Setaria viridis*)				25	13	13	43					
鱼眼草(*Dichrocephala auriculata*)					25							
长萼堇菜(*Viola inconspicua*)					38	50						
筋骨小草(*Ajuga decumbens*)						25						
弯曲碎米荠(*Cardamine flexucsa*)								10				
石韦(*Pyrrosia* sp.)								13				
未鉴定种									13			
未鉴定种									13			8
小生境物种数	12	9	16	16	17	21	11	11	13	9	8	7
群落物种数	14		25		28		19		18		14	
小生境总粒数	2480	807	1340	598	967	441	855	128	546	202	103	76
群落总粒数	2229		1229		888		746		483		99	

注:土面采样深度:0~10cm 石面枯枝落叶厚度约 1cm。1,2,3,4,5,6 分别代表草本群落阶段、草灌群落阶段、灌木灌丛阶段、灌乔过渡阶段、乔林阶段和顶极群落阶段。Ⅰ、Ⅱ代表土面和石面。

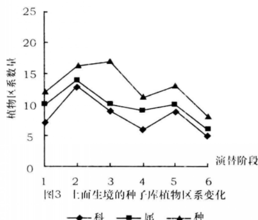


图3 土面生境的种子库植物区系变化

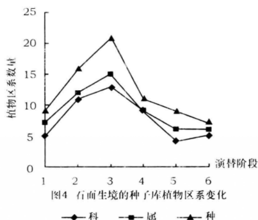


图4 石面生境的种子库植物区系变化

从表 1 还可知,茂兰喀斯特石面生境上有相当数量的植物种子,最高可达 807 粒/m²,最少也有 76 粒/m²,并随演替阶段的进展而减少,这是因为随着演替的进展,草本植物减少而乔灌木树种增多的缘故。石面作为喀斯特森林生境中最主要的一种小生境类型,同土面一样位于林内地表,对接受种子雨的输入有同样的机会。没有植被覆盖的石面上所接受的种子常难以保存活力于种子库中。喀斯特群落中石面上种子的保存有极重要的生态学意义,它使植被利用石面小生境资源成为可能。野外调查发现的林内巨石被大树根系环抱,根系穿串于岩石缝隙中,石面上生长的树木等,应该都是起源于石面种子库种子的萌发成苗。它对小生境资源的

充分利用、生物多样性的维持有重要作用。石面生境上之所以有相当数量的种子，自有其原因，最重要的是其上的群落覆盖使石面上堆积了不同厚度的枯枝落叶层，使石面的微气候条件得到改善，种子易于在表面凹凸不平的洼陷处存留，不被雨水冲走，且有利于保存活力，遇适宜条件即可萌发，只要幼苗根系能穿窜于石缝裂隙中，即可能生长成大树。再者石面有相对较大的面积比例，为种子进入创造了条件。不过与土面相比，其种子数量还是相对的少。

3.3 种子库中的无性繁殖体

传统的种子库组成研究只包括有性繁殖体种子。喀斯特森林生态研究表明：无性更新系列占有极为重要的地位，在原生性森林和次生林中皆是如此（朱守谦，1987）。喻理飞（1998）对破坏试验样地自然恢复中木本植物幼苗幼树进行了统计分析，600m^2 破坏试验样地中有 94 种木本植物幼苗幼树，其中 79 种有实生苗、72 种有萌生苗；6270 株幼苗幼树中，萌生株占 72.15%，反映出退化群落自然恢复过程中无性繁殖的重要性不可忽视。为此，我们认为种子库组成中应包括各类无性繁殖体（土壤芽库）如根段、根茎、芽节、球茎、块根等，它们也可能通过萌发成苗补充到现实种群中，参与自然恢复的生态学过程。在土壤种子库萌发实验过程中，证明了喀斯特森林土壤中有相当数量的无性繁殖体，特别是在早期演替阶段的草本群落、灌草丛群落中，这是因为演替早期组成植物中具无性繁殖能力的种类多。

由于无性繁殖体种类多样，大小不一，尚无规范的研究方法，也由于采样体积较小，本研究尝试统计了草本植物的根段（包括根茎）芽节数及萌发成苗的株数，结果见表 2。

材料表明：800cm^3 土样内有 9 种植物的活根段、芽节等无性繁殖体，活根长为 3.2～8.2cm。芽节数 26 个，萌发株数为 5～125 株。芽节数与活根段长度成正比。材料还表明：一些种类如根茎类和根蘖类植物具有很强的营养繁殖能力。若以无性繁殖个体数占总个体数比例表示其无性繁殖的能力，则土壤种子库中一些植物种类无性繁殖个体数量比例可达 50% 以上，如胜红蓟（*Ageratum conyzoides*）、匍匐委陵菜（*Potentilla chinensis*）、地瓜藤（*Ficus tikoua*）、狗牙根（*Cynodon dactylon*）等。据文献记载，植物无性繁殖体的数量惊人，1hm^2 面积的土壤耕作层中根茎的储存长可达 800 km，根茎分枝，其上带有总数达 450 万/hm^2 的小芽，在良好的条件下，土

表 2　土壤种子库中一些物种的无性繁殖体及成苗数量

采样时间：1997 年 5 月　地点：荔波

物　种	根长度(cm)	芽节数(个)	萌蘖植株(株)	无性个体/总个体(%)
糯米草（*Memorialishirta*）	7.2	5	20	20.2
紫苏（*Porilla frutescens*	5.4	4	10	26.3
胜红蓟（*Ageratum conyzoides*）	4.9	5	125	80.5
委陵菜（*Potentilla chinensis*）	8.2	6	5	62.5
爬山虎（*Parthenocissus tricuspidata*）	7.9	5	15	42.9
地瓜藤（*Ficus tikoua*）	3.2	4	15	75.0
狗牙根（*Cynodond actylon*）	3.7	2	70	82.4
苣荬菜（*Sonchus arvensis*）	4.2	2	65	76.5
马兰（*Kalimeris indica*）	3.9	3	80	32.5

注：表中数据为 800cm^3 土壤内的数量。

壤中根茎数量在一年内可以增加几十倍。根茎的萌蘖能力很强，哪怕只有一个活芽的切条也能存活并形成植株。植物根在土壤中的分布特性直接影响到根的萌蘖数量。如狗牙根的根茎露出在表面，胜红蓟的根在土壤中垂直分布，其根系的主根可以深入5~6m深处，主根在不同深处发出侧根，这些侧根最初与土壤表面相平行地生长，而后突然弯曲向下，在弯曲部位根变粗，而在这上面着生大量芽，由这些芽可以发育成新植株的根蘖，在主根上端也有许多芽，由芽发育成的嫩枝在土壤中越冬，到早春就整齐地露出至土表并迅速生长。可以认为喀斯特森林土壤中植物的无性繁殖体数量巨大，萌芽能力强，从土层深处到土表均有分布，是植被自然恢复的潜在力量。如果喀斯特森林生境受到破坏，引发严重水土流失，特别是多次砍伐和火烧后，根系也受损伤，土壤中无性繁殖体数量减少，萌芽再生能力降低以至消失，森林恢复更为困难。因此，切忌挖根和火烧采伐迹地，是保护植物无性繁殖体的重要措施。

3.4 与修文土壤种子库比较

修文土壤种子库丰度平均为1 906粒/m²，随演替的进展而增加。茂兰土壤种子库丰度平均为1424粒/m²，随演替的进展而减少。其中，土面种子库平均为1049粒/m²，石面种子库平均为375粒/m²。茂兰种子库的物种数量较修文的多，前者平均19.7种，后者平均11.4种。物种数从演替的早期到中期阶段增加，中期到后期阶段减少，其变化趋势在茂兰和修文是一致的。

在种子库的生活型组成上，两地不同演替阶段土壤种子库中均以草本植物为主，其比例在演替的早期阶段均达80%以上，随演替的进展，草本植物种类有减少的趋势，而乔木、灌木、藤本的比例有所上升。茂兰有少数乔木树种出现，为演替早期和中期树种，无演替后期树种。修文无乔木树种出现。两地各阶段生活型比例分配不同，除草本群落外，修文各阶段一年生草本比多年生草本多，而茂兰各阶段多年生植物多于一年生植物。同是灌木灌丛阶段，修文土壤中出现了少量的灌木，而茂兰土壤中有相当数量的藤本、灌木和乔木，并随着演替的进展，它们的数量增加。因此，茂兰的土壤种子库中生活型较修文的丰富，高位芽植物出现的时间提前。

表3 修文和茂兰不同演替阶段群落土壤种子库的区系组成

演替阶段	草本群落阶段		草灌群落阶段		灌木灌丛阶段		灌乔过渡阶段		乔林阶段		顶极群落阶段	
	修文	茂兰	修文	茂兰	修文	茂兰	修文	茂兰	修文	茂兰	修文	茂兰
科	8	8	7	15	10	17	8	10	8	9		5
属	9	14	8	23	13	23	10	15	12	16		11
种	9	14	8	25	15	28	12	19	13	18		14

在种子库的物种区系组成上差异也较大，见表3。修文的各演替阶段种子库中种类最多的是灌木灌丛阶段，为10科13属15种，其次是乔林阶段8科12属13种，灌乔过渡阶段是8科10属12种，草坡阶段是8科9属9种，灌丛草坡阶段7科8属8种。茂兰灌木灌丛阶段土壤种子库中物种较多，为17科23属28种，草灌群落阶段为15科23属25种，灌乔过渡阶段10科15属19种，乔林阶段9科16属18种，草本群落阶段和顶极群落阶段相对较少，分别为8科14属14种和5科11属14种。上述数据统计表明：在退化喀斯特森林生态系统的恢复过程中，土壤种子库物种数量的变化呈前期较少，中期增多，后期又复减少的变化趋势。具体说，两

地皆以演替中期的灌丛阶段和灌木灌丛阶段种子库种类数量最多,也可看出物种数的变化较属、科数目的变化为大。茂兰土壤种子库的区系组成较修文的丰富,主要是由于气候条件的差异所致。

同一物种在各个演替阶段出现的频率分析表明:修文同一物种在不同演替阶段中出现频率最高为0.60,包括委陵菜(*Potentilla chinensis*)分布在1,2,5阶段,糯米草(*Menorialis hirta*)分布在1,2,5阶段,清明菜(*Anaphalis flarwscens*)分布在2,3,4阶段,苦荬菜(*Ixeris denticulata*)分布在3,4,5阶段,共8个物种。出现频率为0.40的物种包括悬钩子(*Rubus* sp.)分布在4,5阶段,头花蓼(*Polugonum chinense*)分布在2,3阶段,野茼蒿(*Gynura crepidioides*)分布在3,4阶段,苔草(*Carex* spp.)分布在2,3阶段,荩草(*Arthraxon hispisus*)分布在2,3阶段,狗尾草(*Setaria viridis*)分布在4,5阶段,一年蓬(*Erigeron annuus*)分布在2,3阶段,龙葵(*Solanum nigrum*)分布在1,4阶段,莎草科一种(*Cyperaceae* sp.)分布在1,2阶段,共9种植物,其他15种只出现在一个阶段中,频率为0.20。而茂兰只有苦荬菜属的一种出现在各个演替阶段群落种子库中,频率为1.0,出现在5个演替阶段频率为0.83的包括狗尾草分布在1,2,3,4,5阶段,胜红蓟(*Ageratum comyzoides*)分布在1,2,3,5,6阶段,浅圆齿堇菜(*Viola schneideri*)分布在1,2,3,4,5阶段,共3种植物。出现在4个演替阶段频率为0.67的物种有悬钩子(*Rubus* sp.)分布在1,2,3,4阶段,雅致雾水葛(*Pouzolzia elegans*)分布在2,3,4,5阶段,酢浆草(*Oxalis corniculata*)分布在1,2,3,5阶段,共5种植物。出现在3个演替阶段频率为0.50的物种有水麻(*Debregeasis edulis*)分布在3,4,5阶段,爬山虎(*Parthenocissus tricuspidata*)分布在1,2,4阶段,艾蒿(*Artemisia argyi*)分布在1,2,5阶段等共11种植物。出现在两个演替阶段频率为0.33的物种有盐肤木(*Rhus chinensis*)分布在3,5阶段,地瓜藤(*Ficus tikolla*)分布在2,3阶段,糯米草(*Menorialis hirta*)分布在2,5阶段等共10种植物,其余19种植物在演替阶段中只出现1次,频率为0.17。由此可知,两地物种在各演替阶段中出现的频率分布是高频度物种少,低频度物种多,两地种子库中低频度(0.2和0.33以下)的物种数占总种数的47%和59%。高频度(0.6和0.67以上)的物种数占总种数的0.5%和18%。

4 讨　　论

4.1　喀斯特森林的土壤种子库具有丰富的植物种子,是喀斯特森林更新和演替的基础。特别是作为喀斯特生境中最主要的石面小生境也具有相当数量的种子,可达76~807粒/m^2。使植物利用石面生境成为可能,也说明退化喀斯特森林具有一定的恢复潜力。因而有的学者把种子库丰度的大小作为退化群落自然恢复潜力的一种量度是非常正确的。土壤种子库的种类组成、数量、物种区系组成和生活型组成的差异除了受小生境环境条件的影响外,还与所处的群落演替阶段有关,在演替早期阶段差异显著,而在演替后期阶段随着植被的发育,生境的改善,差异减小。特别是石面生境的土壤种子库受地上植被的影响更为显著。这一发现使我们对喀斯特森林遭到强度干扰退化后,植被恢复困难和生境脆弱性加剧的内在机理有了更深的认识。因为森林一旦被破坏,失去了森林的潮湿、荫蔽作用,只有喀斯特地貌本身的单纯干燥生境占主导地位,生境更为严酷,使土壤种子库的种子来源减少,活力保存受到威胁,是喀斯

特森林植被彻底破坏地段自然植被恢复困难,石漠化加剧的原因之一。

4.2　喀斯特小生境类型复杂多样、异质性高,由于生境条件的差异,其物种组成和数量分布随机性较大。因此,对喀斯特森林土壤种子库的研究,取样时要求多种小生境兼顾和较大的取样体积,否则不能全面真实地反映喀斯特森林土壤种子库的情况。石面小生境的取样方法还无规范的标准,本研究在石面上取样时以装满体积为 $200cm^3$ 的环刀为标准,换算时又假设枯枝落叶层的平均厚度为 1cm,事实上其水平面积常不恒等于 $200cm^2$,且较相同体积情况下土面上的水平面积为大,用环刀来取枯枝落叶样品与取土样差异很大。这种采样方法完全是受客观条件所限制的不得已而为之的办法。石沟,石缝等小生境因其深宽比大,取样更为困难。今后对石面等小生境的取样方法应进一步研究。

4.3　本研究提出土壤种子库不仅只是土壤种子,而包括土壤中的无性繁殖体,即土壤芽库,因为它和土壤种子一样都是植被更新演替的物质基础,这一观点在土壤种子库研究的理论和方法上都是有重要意义的。从恢复生态学角度来说,对喀斯特森林土壤中无性繁殖体的研究更具有重要意义。喀斯特森林演替早期阶段的草本植物正是以其巨大的无性繁殖体数量和强大的萌蘖能力来迅速大面积地占据初期生境实现种群繁衍的。是演替早期种群的更新对策之一。本研究只是对土壤中无性繁殖体数量进行初步探索,要进一步了解无性繁殖体在植被恢复中的作用,今后应加强喀斯特森林草本植物的繁殖生态学和草本群落地下部分的特性及其波动性变化等方面的研究。

4.4　茂兰和修文两地由于气候条件和人为干扰特征不同,群落外貌、结构、种类组成存在差异,导致其土壤种子库的数量和种类组成有较大差异。修文试验区的土壤种子库数量平均 1906 粒/m^2,随演替的进展而增加,茂兰保护区的种子库数量平均 946 粒/m^2,变化趋势随演替的进展而减少。其物种数皆呈演替前期较少、中期增多,后期又复减少的变化趋势。种类组成演替前期均以草本植物为主,尤其以禾本科和菊科植物占优势。只有少量演替中期木本植物的种子,完全没有演替后期木本植物的种子。随着演替的进展,草本植物种类有所减少,而乔木、灌木和藤本的种类有所上升。茂兰的种子库物种数量、生活型构成、植物区系组成均较修文的复杂,但两地皆以演替中期的灌丛阶段和灌木灌丛阶段种子库种类数量最多,物种数的变化较属、科数目的变化为大。物种在各演替阶段中出现的频率分布均是高频度物种少,低频度物种多。说明由于自然条件不同,种子库的数量和种类组成有较大的不确定性,表现出时空异质性和区域性差异。

4.5　土壤种子库中主要以草本植物为主,无演替后期阶段乔木树种的种子,并不能说在喀斯特地区森林被破坏之后,要想依靠土壤种子库中的种子恢复成乔林或顶极乔林是不可能的。植被演替是一个漫长的过程,是环境条件逐渐改善、物种不断更替和物种多样性由少至多变化的过程。群落演替又是一个有明显阶段性的有序过程。由土壤种子库中萌发的草本植物,能够忍耐演替初期生境的严酷性,它们的定居与生长,改善了生态环境,为演替后期物种的侵入创造了生存条件。特别是喀斯特森林遭受严重破坏而退化至早期阶段后,如果没有早期草本植物对生境条件的改善,乔木和灌木树种的侵入与定居成功机会几乎为零。因此,土壤种子库中种子萌发补充到现实种群,虽然以草本植物为主,它们对恢复的初期阶段获得局部优势,占领较好的竞争位置改善生境具有重要意义。因而有的学者把种子库丰度的大小作为退化群落自然恢复潜力的一种量度是非常正确的。

A STUDY OF SOIL SEED BANK IN THE MAOLAN KARST FOREST

Long Cuiling
(Department of Resources and Environment Science, Guizhou Normal University)
Zhu Shouqian, Yu Lifei
(Department of Forestry of Guizhou University)

Abstract

The soil seed banks of different succession stages and different micro-habitats in Karst forest were studied. It showed that the seed numbers of different stages were 99 ~ 2229 grains·m^{-2} with an average 946 grains·m^{-2}, The seed numbers and species diversity were less in the early stage, increased in the middle stage and decreased in the late stage. The average seed numbers on the stone surface were 375 grains·m^{-2}. The seed numbers between the stone surface and soil were different greatly at the early stage but the difference reduced at the later stage. The soil seed bank mainly consisted of herbs such as Gramineae and Compositae at the early stage of succession, with a few seeds of woody plants at the middle stage of succession and none of woody plant at late stage. The buds of plants in the seed bank and its role on vegetation dynamics were also studied in this paper, meanwhile, the soil seed banks between Maolan and Xiuwen were compoved.

Key words: Maolan, Karst forest, Soil seed bank, Soil bud bank, Micro-habitat

喀斯特森林土壤种子库结构的数量分析

龙翠玲　　　　朱守谦

（贵州师范大学资源与环境科学系）　（贵州大学林学系）

摘要：本文研究了喀斯特森林土壤种子库组成结构的数量特征，测定的指标有香农－威纳多样性指数、均匀度和生态优势度以及土壤种子库的相似性系数。结果表明：不同演替阶段土壤种子库的各数量指标只有趋势性的变化，无明显的规律性变化。同一群落不同土层种子库的数量指标说明土壤种子在垂直分布上的不均匀性。土壤种子库结构的数量特征随季节变化明显，认为种子库的数量结构有极大的不确定性。土壤种子库的组成与现存植被的相似性系数随演替的进展而减小。各群落种子库的相似性高于群落种子库与地上群落的相似性。

关键词：土壤种子库　香农－威纳指数　均匀度　生态优势度　相似性系数

土壤种子库中贮藏了大量植物种子，是原先植被的繁殖体来源，他在一定程度上反映某个物种地上植株的过去，通过他也可预测其未来（Major，1966），所以一个植物群落的种子库是对他过去状况的"进化记忆"（Evolutionary memory），也是反映群落现在和将来特点的一个重要因素（Coffin，1989），他与植物群落的更新演替及植被破坏后的再恢复密切相关。因而土壤种子库的研究已成为植物种群生态学和恢复生态学中比较活跃的领域（Allessioleek & Simpson，1989）。关于喀斯特森林土壤种子库已有一些研究（刘济明，2000），但未见喀斯特森林土壤种子库数量特征分析的报道。本文在已有的研究基础上，对喀斯特森林土壤种子库结构的数量特征以及与现存植被的关系做一些探索性的研究，以探讨土壤种子库在植被动态中的作用和意义。

1　材料与方法

本文应用已有的关于喀斯特森林土壤种子库的研究材料*，对种子库种类组成结构的数

* 见龙翠玲等《贵州茂兰喀斯特森林土壤种子库研究》，《贵州修文喀斯特森林土壤种子库研究》二文。

量特征进行分析,测定的数量指标计算公式如下。

香农-威纳指数(H)按下列公式计算

$$H = -\sum P_i \log_2 P_i$$

式中 P_i 为第 i 个物种种子数占总种子数的比例。均匀度的测定采用 Pielou(1975)的均匀度指数.

$$J_s = D/(1 - 1/S)$$

式中 J_s 为均匀度指数,S 为种子库的物种总数,D 为多样性指数。生态优势度采用 Simpson 优势度指标,相似系数采用 Srensen 公式。

2 研究结果

2.1 种子库的数量特征分析

2.1.1 不同演替阶段种子库数量特征

表 1 材料说明,各演替阶段群落土壤种子库的物种多样性指数和均匀度较稳定,科、属的香农多样性指数分别为 1.75~2.84 和 0.41~0.78,均匀度为 0.6474~1.0000,变异系数较小。物种组成科的多样性指数大于属的多样性指数,科的多样性指数由大到小依次为灌木林阶段(2.84)、灌丛阶段(2.32)、灌草丛阶段(2.24)、乔林阶段(1.96)和草本群落阶段(1.75)。属的多样性也呈相同的变化趋势。随演替阶段的变化无明显规律可循,而有灌木林、灌丛阶段多样性最高的趋势。灌草丛阶段和灌木林阶段的均匀度最大,分别为 1.0000 和 0.9027,其次草本群落阶段 0.8861 和乔林阶段 0.7604,灌丛阶段最小 0.6474。生态优势度的变化最大,从大到小排列为:乔林 0.3611;灌丛阶段 0.3346;草本群落阶段 0.3333;灌草丛阶段 0.2245;灌木林阶段 0.1667。究其原因,与各个阶段土壤种子库中的组成物种数及其所占比例有关。乔林阶段 9 种植物中数量比例大于 10%的有 6 种,最多为苔草(*Carex* sp.)达 27.27%;灌丛阶段 17 种植物中数量比例大于 10%的有 4 种,最多为荨麻科的一种达 18.16%;草本群落阶段 4 种植物中数量比例大于 10%有 3 种,最多为狗尾草(*Setaria viridis*)达 44.44%;灌草丛阶段 9 种植物中数量

表 1 修文试验区不同演替阶段群落土壤种子库数量特征 (采样时间:3 月)

演替阶段	物种数量			多样性指数		均匀度	生态优势度
	合计	比例>10%种数	比例>20%种数	科	属		
草本群落阶段	4	3	2	1.75	0.41	0.8861	0.3333
灌草丛阶段	9	4	1	2.24	0.46	1.0000	0.2245
灌丛阶段	17	4	0	2.32	0.48	0.6474	0.3346
灌木林阶段	10	5	1	2.84	0.78	0.9027	0.1667
乔林阶段	9	6	1	1.96	0.44	0.7604	0.3611
平均	10	4.4	1	2.22	0.51	0.8393	0.2840
变异系数(%)				16.65	26.26	14.60	26.46

比例大于10%的有4种,最多为狗尾草达26.67%;灌木林阶段10种植物中数量比例大于10%的有5种,最多为狗尾草达27.46%。可见,各演替阶段土壤种子库中优势种分布的异质性较高,是引起种子库中物种优势度变化较大的主要原因。以上说明了不同演替阶段土壤种子库的物种多样性、均匀度和生态优势度只有趋势性的变化,无明显的规律性变化,反映出种子库的数量结构有极大的不确定性。

茂兰喀斯特植被的土壤种子库数量特征见表2。以小生境各数量指标的平均值作为相应演替阶段的数量特征,从表2可知,茂兰各演替阶段群落土壤种子库的物种多样性和均匀度也较稳定,其变异系数较小。科的多样性指数变化范围是1.73~4.51,平均为2.95,变异系数29.91%,属的多样性指数变化范围是0.58~1.33,平均为0.84,变异系数28.37%。均匀度的变化范围是0.5803~0.9615,平均为0.7740,变异系数16.03%。生态优势度变化较大,其变化范围是0.1235~0.5232,平均为0.2650,变异系数为55.71%。茂兰与修文相应演替阶段各数量指标相比较得知,茂兰不同演替阶段种子库的科、属多样性指数、均匀度、生态优势度平均值大于修文的,除均匀度外,多样性指数和生态优势度的变异系数均大于修文的。两地的差异表现在茂兰顶极群落科的多样性指数最高,其次为灌木灌丛群落,而属的多样性指数仍是灌木灌丛群落为高,表明两地各数量指标的极值出现的演替阶段也不同,茂兰同样表现有趋势性变化而无规律性的变化。变异系数较大,更表明其随机性大。

表2 茂兰保护区不同演替阶段群落土壤种子库数量特征

演替阶段	多样性指数				均匀度			生态优势度		
	土面	石面	群落		土面	石面	群落	土面	石面	群落
			科	属						
草本群落	0.93	2.5	1.73	0.58	0.4006	0.7599	0.5803	0.1957	0.2506	0.5232
灌草群落	2.86	3.19	3.03	0.89	0.7529	0.7981	0.7755	0.1316	0.1485	0.1401
灌木灌丛群落	2.98	3.97	3.48	1.33	1.0000	0.9199	0.9615	0.0658	0.0779	0.1235
灌乔过渡群落	1.60	3.33	2.47	0.78	0.5708	0.9289	0.7499	0.6148	0.0725	0.1604
乔林群落	2.24	2.69	2.47	0.74	0.6298	0.7533	0.6916	0.3061	0.1422	0.3962
顶极群落	1.33	2.72	4.51	0.71	0.6819	1.0000	0.8850	0.1785	0.0663	0.2468
平　均	1.99	3.07	2.95	0.84	0.6727	0.8600	0.7740	0.3488	0.1263	0.2650
变异系数%	38.44	16.08	29.91	28.37	27.13	10.95	16.03	76.62	51.14	55.71

从表2还看出,不同演替阶段群落中土面生境的多样性指数小于石面生境的,均匀度和生态优势度无明显的变化规律可循。土面生境的多样性指数平均为1.99,变异系数为38.44%;石面的平均为3.07,变异系数为16.08%。土面生境的均匀度平均为0.6 727,变异系数为27.13%;石面的平均为0.8 600,变异系数为10.95%。土面生境的生态优势度平均为0.3488,变异系数为76.62%;石面的平均为0.1 263,变异系数为51.14%。可见,土面生境的多样性指数、均匀度的平均值均小于石面生境的,但变异系数却大于石面生境。生态优势度平均值和变异系数土面大于石面,说明石面生境种子库中的物种较土面上的丰富且稳定,其原因与前述石面生境中种子数量多寡的原因分析一样。

2.1.2 不同土层深度种子库的数量特征

选取修文早、中、后期三个演替阶段的四个土层深度分析其数量特征，见表3。

表3表明，草本群落阶段仅2个土层有种子。其物种多样性指数变化范围在0~2.75，平均为1.30，变异系数为100.32%；均匀度0~2.46，平均为0.92，变异系数为110.7%，生态优势度0~1.00，平均为0.44，变异系数为84.5%。灌丛阶段群落各土层种子库的物种多样性指数1.55~2.59，平均为2.28，变异系数为18.8%，均匀度0.78~0.95，平均为0.89，变异系数为7.7%，生态优势度0.19~0.42，平均为0.25，变异系数为39.0%。乔林阶段群落各土层种子库物种多样性指数变化范围0~2.81，平均为2.06，变异系数为57.8%，均匀度0~0.94，平均为0.68，变异系数为57.9%，生态优势度0.16~1.00，平均为0.39，变异系数为92.0%，可见，同一群落不同土层种子库的数量指标变异系数均较大，说明群落中土壤种子数量在垂直分布上的不均匀性，不均匀程度因群落而异，因为种子进入土壤深层是一个漫长的时间过程，种子输入量的时间异质性高，因而各土层种子数量变化较显著。

表3 修文试验区喀斯特森林各土层种子库数量特征

演替阶段	多样性指数					均匀度					生态优势度				
	1	2	3	4	X/CV	1	2	3	4	X/CV	1	2	3	4	X/CV
草本阶段	2.75	2.46	0	0	1.3/100.3	1.22	2.46	0	0	0.92/110.7	0.25	0.50	0	1.00	0.44/84.5
灌丛阶段	1.52	2.53	2.46	2.59	2.28/18.8	0.78	0.90	0.95	0.93	0.89/7.7	0.42	0.20	0.19	0.19	0.25/39.0
乔林阶段	2.81	2.66	0	2.75	2.06/57.8	0.94	0.89	0	0.87	0.68/57.9	0.16	0.19	1.00	0.19	0.39/92.0

注：1,2,3,4分别代表0~5cm、5~10cm、10~15cm、15~20cm的土层深度，X为均值，CV为变异系数(%)。

2.1.3 不同季节土壤种子库的数量特征

不同季节土壤种子库的数量特征见表4。

表4 不同季节土壤种子库的数量特征

演替阶段	多样性指数				均匀度				生态优势度			
	3月	5月	8月	11月	3月	5月	8月	11月	3月	5月	8月	11月
草本阶段	1.75	2.16	0	1.50	0.8861	0.9600	0	1.0000	0.3333	0.2500	0	0.3750
灌草丛阶段	2.24	1.67	1.38	0	1.000	0.7262	0.8865	0	0.2245	0.4380	0.4286	0
灌丛阶段	2.32	1.55	2.83	1.57	0.6474	0.7779	0.9526	0.9842	0.3346	0.4187	0.1550	0.3400
灌木林阶段	2.84	2.85	1.72	2.34	0.9027	0.8991	0.9728	0.8363	0.1667	0.1667	0.5510	0.2404
乔林阶段	1.96	2.81	1.88	1.92	0.7604	0.9427	0.9459	0.9722	0.3611	0.1570	0.3373	0.2840
平　均	2.22	2.21	1.56	1.47	0.8393	0.8612	0.7516	0.7585	0.284	00.2861	0.2944	0.2479
变异系数(%)	16.65	24.78	58.72	53.83	14.60	10.77	50.14	50.59	26.46	42.20	66.53	53.35

注：土层厚度为0~5cm。

由表4可知，总体上看，不同季节喀斯特森林土壤种子库的物种多样性指数平均值由大到小为：3月>5月>8月>11月，均匀度平均值由大到小为：5月>3月>11月>8月，生态优势

度平均值由大到小为:8 月 > 5 月 > 3 月 > 11 月,不同季节土壤种子库的各数量指标的平均值是 3 月和 5 月较 8 月和 11 月大,而变异系数却有相反的变化趋势,说明 3 月、5 月土壤种子库中的物种组成和数量较 8 月和 11 月的大,这一结果与前述不同季节种子库的丰度变化趋势一致。由材料还可知,草本群落阶段、灌丛阶段和乔林阶段四个季节土壤种子库的物种多样性指数平均值分别为 1.35,2.07,2.14,变异系数分别为 61.31%,26.02%,18.06%,均匀度的平均值分别为 0.71,0.84,0.91,变异系数分别为 58.14%,16.24%,9.27%,生态优势度的平均值分别为 0.24,0.32,0.28,变异系数分别为 0.71%,30.96%,27.79%。由此可见,演替早期阶段土壤种子库的物种多样性、均匀度和生态优势度较演替后期阶段的小且随季节的变化明显,其原因是演替早期阶段物种较后期阶段少,且多为一年生和多年生草本,这些草本种类随季节的变化明显所致。

2.2 土壤种子库的相似性分析

2.2.1 种子库与现存植被的相似性分析

土壤种子库组成与现存植被组成的关系用相似性系数表示。从表 5 和表 6 可知,种子库的种类组成结构与地上植被组成的相似系数演替早期阶段大于演替后期阶段,说明在演替早期阶段地上植物与土壤种子库之间有直接关系,而在后期阶段,土壤种子库种类组成与地上植物间少直接关系。这是因为在演替早期这种经常受干扰的生境中,植被的优势种多数为一些风播植物,其种子大都细小而具休眠性,易于被埋藏在土壤种子库中。所以,地上植被与土壤种子库间的种类组成就表现出一定程度的相似性。但随着植被的演替,其种类组成代以一些适应于生长在稳定环境,较多的种类其种子较大、数量较少和缺乏休眠性,其种子成熟掉到土中后就立即萌发形成幼树,因此在土壤种子库中,很少有其种子。而由于种子库形成过程中的积累作用,特别是演替早期裸地草本植物的种子在库中可较长时间存在,故经常见到的仍是次生演替早期种类种子。所以二者间的种类组成上的差异越来越大,他们没有必然联系。种子库中优势成分在地上植被的相应层次中都不是优势种,表明植物群落地上部分的发育与其地下部分的土壤种子库的发育具有明显的不同步性。这一发现将对揭示森林更新及植物群落演替动态的内在潜力产生重要影响。

各土层种子库组成与现存植被的相似性系数随着土层的加深而减小,因为种子下渗的速度是缓慢的,又有较大选择性和偶然性,能够在土壤深层保存活力的种子毕竟是少数。而地上植被在没有受到外力干扰的情况下,其恢复速度相对迅速一些,因此随着时间的推移,越是中、后期演替阶段的土壤深层的物种组成与现存植被的相似性系数差异就越显著。同一种子库中,不同深度土层种子库的相似性分析表明相邻层次的相似性由表层至底层由低变高复又降低。如灌丛阶段 0 ~ 5cm 与 5 ~ 10cm 的相似性系数为 0.1 818,5 ~ 10cm 与 10 ~ 15cm 的相似性系数为 0.6 154,10 ~ 15cm 与 15 ~ 20cm 相似性系数为 0.3 077。灌木林阶段 0 ~ 5cm 与 5 ~ 10cm 的相似性系数为 0.2 857,5 ~ 10cm 与 10 ~ 15cm 的相似性系数为 0.4 000,10 ~ 15cm 与 15 ~ 20cm 的相似性系数为 0.3 636。

进一步分析表明,茂兰喀斯特森林演替初期阶段,土面和石面两种小生境与地上植被的相

似系数相差较大，石面几乎为土面的1倍，但在演替后期的乔林和顶极群落阶段，其差异较小，甚至恒近。石面小生境中种子库与地上植被的相似性几乎与整个种子库与现存植被的相似性接近。其原因可能与群落中岩石裸露率高，石面在比例上占绝对优势有关。

表5 修文不同演替阶段群落土壤种子库种类组成与植物群落组成的相似系数

演替阶段	不同土层深度的种子库				
	0～5cm	5～10cm	10～15cm	15～20cm	0～20cm
草本群落阶段	0.3485	0.1429	0.1042	0.0537	0.5147
灌草丛阶段	0.2667	0.1333	0	0	0.3013
灌丛阶段	0.1905	0.1102	0.0444	0.0125	0.2580
灌木林阶段	0.0889	0.0742	0.0500	0	0.1439
乔林阶段	0.0750	0.0500	0	0	0.1262

表6 茂兰不同演替阶段土壤种子库种类组成与地上植被组成的相似系数

生境类型	草本群落阶段	草灌群落阶段	灌木灌丛阶段	灌乔过渡阶段	乔林阶段	顶极群落阶段
土面	0.1053	0.1667	0.0417	0.0548	0.1333	0.0274
石面	0.2500	0.2400	0.2029	0.1282	0.1333	0.0267
土壤种子库	0.3448	0.2373	0.2078	0.1395	0.1667	0.0500

2.2.2 不同演替阶段群落种子库之间的相似性分析

修文和茂兰两地不同演替阶段群落土壤种子库之间的相似性分析，见表7和表8。

表7 修文各演替阶段群落土壤种子库的相似性系数

演替阶段	草坡阶段	灌丛草坡阶段	灌丛阶段	灌木林阶段	乔林阶段
草本群落阶段	1.0000	0.3529	0.2727	0.0952	0
灌草丛阶段			0.3478	0.1905	0.1000
灌丛阶段				0.4444	0.3571
灌木林阶段					0.4615
乔林阶段					1.0000

表 8　茂兰各演替阶段群落土壤种子库的相似性系数

演替阶段	草本群落阶段	草灌群落阶段	灌木灌丛阶段	灌乔过渡阶段	乔林阶段	顶极群落阶段
草本群落阶段	1.0000	0.5128	0.4762	0.5625	0.3636	0.2143
草灌群落阶段			0.6038	0.6047	0.4091	0.2564
灌木灌丛阶段				0.5625	0.3830	0.1905
灌乔过渡阶段					0.4324	0.2424
乔林阶段						0.2500
顶极群落阶段						1.0000

各演替阶段群落种子库相似性的多重比较表明:相邻阶段群落土壤种子库组成的相似性高于其他,演替阶段相隔越远,种子库的相似性越低。相邻两阶段种子库的相似性变化趋势不一样。修文表现为越是接近较高阶段,相邻阶段群落土壤种子库的相似性越高,而荔波表现为相反的趋势,即演替早期阶段相邻阶段群落土壤种子库的相似性较高。这与相应群落的相似性变化规律类同,也可看出各群落种子库的相似性高于群落种子库与地上群落的相似性。

2.2.3　种子库相似性系数的季节变化

各演替阶段群落土壤种子库与现存植被的相似性系数随季节的变化如表 9 所示。

表 9　各季节不同演替阶段群落土壤种子库与现存植被的相似性系数

采样季节	草本阶段	灌草丛阶段	灌丛阶段	灌木林阶段	乔林阶段
3 月	0.1743	0.2825	0.1431	0.0829	0.0500
5 月	0.1114	0.1072	0.1491	0.0628	0.0520
8 月	0.0942	0.0913	0.0821	0.0427	0.0215
11 月	0.0715	0.0645	0.0576	0.0334	0.0187

由表 9 可知,不同季节土壤种子库组成与现存植被的相似性系数不同,因为不同季节中种子库的组成变化较大,而群落组成变化较小,两者的变化并不同步。3 月和 5 月的相似性系数以及 8 月和 11 月的相似系数较接近,前者又明显大于后者。灌草丛阶段种子库与现存植被的相似系数季节变化最大,相差 22 个百分点,草本群落阶段次之,相差 10 个百分点,其余阶段相差较小。这与不同物种生物学和生态学习性不同,他们的种子形成、发芽成苗与物候变化不一有关。3 月和 5 月的种子库中如狗尾草(*Setaria viridis*)、胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)、一年蓬(*Erigeron annuus*)等一年生杂草,与地上禾本科植物和菊科植物相似性较大。而在夏季后半期或秋季这些植物种子因已萌发而大量减少,相似性明显降低。一些多年生杂草需要两个生长期以完成其由出苗到结实的整个发育周期,如苔草(*Carex* sp.)等,在土壤中存在得更少。植物的生长特性的差异影响到不同季节土壤种子库中物种组成的差异,进而影响到与地上植被的关系。

3 结论与讨论

3.1 喀斯特森林土壤种子库的物种多样性指数和均匀度较生态优势度稳定，茂兰土壤种子库组成科、属的多样性、均匀度和生态优势度较修文的大。不同演替阶段土壤种子库的物种多样性、均匀度和生态优势度只有趋势性的变化，无明显的规律性变化，反映出种子库的数量结构有极大的不确定性。不同土层深度和不同季节种子库数量特征的变化说明了种子库组成和数量具有时空异质性。

3.2 土壤种子库的组成与现存植被的相似性系数随演替的进展而减小。各土层种子库组成与现存植被的相似性系数随着土层的加深而减小，越是中、后期演替阶段的土壤深层的物种组成与现存植被的相似性系数差异就越显著。同一种子库中，相邻土壤层次的种子库相似性呈从表层至底层由低、较高复又降低的变化趋势。相邻阶段群落土壤种子库组成的相似性高于其他。演替阶段相隔越远，种子库的相似性越低。相邻两阶段种子库的相似性变化趋势不一样。修文表现为越是接近较高阶段，相邻阶段群落土壤种子库的相似性越高，而荔波表现为相反的趋势，即演替早期阶段相邻阶段群落土壤种子库的相似性较高。这与相应群落的相似性变化规律类同，也可看出各群落种子库的相似性高于群落种子库与地上群落的相似性。

3.3 根据作者已有的关于喀斯特森林土壤种子库的研究说明种子库的丰度具有时空异质性，受气候条件、植被类型、土层深度、物理环境、采样季节等多方面因素的影响，具有很大的不确定性，除少数规律性变化外，多数情况下其变化是无序的。如本研究提示的，同是喀斯特森林的修文试验区和茂兰保护区由于气候条件差异，使得种子库物种多样性差异较大；两地随演替阶段的变化趋势也不同；即使是同一演替阶段的不同群落类型的种子库丰度也有较大差异。喀斯特小生境类型复杂多样，异质性高，由于生境条件的差异，其物种组成和数量分布随机性较大。土壤中的种子是一个逐渐积累的过程，在此过程中受到外界因素的干扰较大，也受种子特性影响，因而种子数量在土层中的分布不均匀。不同植物具有不同的生长发育节律，向种子库中输入种子的数量存在差异，所以不同季节采样种子库丰度也有较大差异。进入种子库的种子还会有不同的变化和命运，这更增加了丰度的不确定性。因此，土壤种子库丰度大小是多种因素综合作用的结果，具有较大的不确定性。这启示我们，已有的关于种子库丰度及变化的知识还不能说是全面的，今后必须进一步深入研究，在研究中，要适当加大取样面积和数量，要和物种的特性、立地生境等众多因素结合起来。对其规律性解释宜慎重。

3.4 土壤种子库中优势成分在他们的土壤种子库取样点的地上部分植被的相应层次中都不是优势种，表明植物群落地上部分的发育与其地下部分的土壤种子库的发育具有明显的不同步性，这一发现将对揭示森林更新及植物群落演替动态的内在潜力产生重要影响。土壤种子库的核心是种子休眠问题，种子休眠特性差异将影响到种子库的动态变化。因此，对种子休眠特性和不同植被土壤中种子生理生态学反应的研究，将有利于我们进一步了解种子库的动态变化过程。这些方面的研究对于增加种子库的知识都是极有意义的。

THE QUANTITY ANALYSIS FOR SOIL SEED BANK OF KARST FOREST

Long Cuiling
(Department of Resources and Environment Science, Guizhou Normal University)
Zhu Shouqian
(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

Shannon-Wiener diversity index, evenness index, ecological dominance index and similarity index to Karst forest were studied. It showed that the index of soil seed bank of different succession stage had a variation trend, but had no regularly variation. The quantity index of soil seed bank in different soil layer showed that seed numbers were unevenly in the vertical direction. The numeral characteristic of soil seed bank changed greatly with seasonal variation, this means the seed numbers of soil seed bank has great uncertainty. The similarity of soil seed bank and present plant diminished with succession progress.

Key words: Soil seed bank, Shannon-Wiener index, Evenness, Ecological dominance index, Similarity index

喀斯特森林种子雨的时间变化动态

龙翠玲　　　　朱守谦　祝小科

（贵州师范大学资源与环境科学系）　（贵州大学林学系）

摘要：为探讨喀斯特森林种子库的动态变化，本文研究了喀斯特森林典型树种种子雨的时间变化动态和不同散布时间内种子的质量，结果表明：种子雨的散布是一个时变过程，其时间动态因树种而异，可划分为双峰长时型、单峰短时型和单峰长时型三种类型，以散布中期种子质量最佳。

关键词：喀斯特森林　种子雨　时间动态

种子成熟后从母株上降落下来，特定时间和空间内降落的种子量，被形象地称为种子雨，是种子库的主要输入方式。种子的散布是寻求萌发的最佳时间和空间的过程，植物种子的扩散增加了进入新分布区的种群大小和分布范围，同时也维持着植物种群数量和分布格局的稳定性。因此，种子雨的数量、质量以及分布的时间动态特征，都将影响到种子库的动态变化，影响到植被的恢复和更新。目前对种子雨研究较多的是种群种子雨的传播距离、传播规律和更新等方面（杨允菲，1994；吴大荣，1997；李军等，1997；殷寿华等 1990）。关于喀斯特森林种子雨研究报道很少（刘济明 1996）。本文对喀斯特森林典型树种种子雨时间动态变化进行了研究，分析其异质性特征以及不同散布时段内种子的质量，探讨喀斯特森林的扩散规律和更新潜力，为退化喀斯特森林的恢复与更新提供理论依据。

1　研究地点自然概况

本研究在贵州省修文县国家“八五”科技攻关课题“乌江流域喀斯特石质山地困难地段人工造林和植被恢复”试验区内进行。试验区地处贵州中部，地理位置为东经 106°36′，北纬 26°51′，平均海拔 1120m，出露岩石以白云质灰岩为主。具典型的中亚热带高原湿润季风气候，年平均气温 13.6℃，≥10℃活动积温 4097.4℃；年降雨量 1235mm，集中分布在 4～9 月；年均相对湿度 83%；全年日照时数 1359.4h，日照百分率 31%。土壤为黄色石灰土，土层厚 15～24cm，分

布不连续,石砾含量高,岩石裸露率25%左右。现存植被是常绿落叶阔叶林经人为反复严重破坏后,经封山育林天然更新起来的演替早期、中期阶段的次生灌木林、藤刺灌丛。其主要建群种有盐肤木(*Rhus chinensis*)、藤黄檀(*Dalbergia hancei*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、月月青(*Itea ilicifolia*)、小果蔷薇(*Rosa cymosa*)等。

2 研究方法

在地势平坦处选取一些喀斯特地区典型树种,在每一树种冠幅范围内设1m²的样方数个,用定时定点收集种子的办法,了解种子雨的时变过程。在单株树的冠幅范围内设置一个60cm×60cm×5cm的样框收集种子雨,观察其种子雨的散布过程,并对各时段收集的种子进行千粒重、发芽率的测定以了解不同下种时期种子质量的差异。

3 结果与分析

3.1 种子雨的时间动态

种子传播是一个时态过程。在植物群落中,由于各种植物种子雨的时间交替重叠,种子雨可持续很长时间甚至终年不停。但对一个具体的种群,尽管个体成熟时间参差不齐,种子雨仍有一定的期限,通常有一个或多个散布高峰期,从开始到结束种子雨表现出明显的时间异质性,并且因树种而异,进而影响到种子库不同时期输入量的差异。不同树种的种子雨时间特征见图1。

从图1可知,不同树种种子散布随时间变化的情况颇不一致。以1998年为例,喜树在9月30日到12月5日的散布过程中,散布曲线为双峰曲线。9月30日到10月6日,种子散布数量缓慢增加,10月6日后增加迅速,10月18日至24日期间达最大值,为328粒/m²。10月24日至30日种子散布数量骤然降低,这是因为此期间为阴雨天气,空气湿度大,温度低,不利于种子散布。从10月30日后,种子散布数量又迅速增加,到11月12日前后又一次出现种子散布高峰期,数量达288粒/m²,过后散布数量开始持续下降。喜树种子的散布高峰期从10月12日开始,到11月18日左右结束,持续时间为36天左右,高峰期种子散布量占观察期种子散布总量的89.7%。女贞在9月25日到11月25日的散布过程中,散布曲线为单峰曲线。从9月25日到9月30日种子散布数量缓慢增加,9月30日后增加迅速,到10月10日前后达最大值,为224粒/m²,10月10日后散布数量持续下降。女贞的上升和下降的曲线陡度不及喜树的大,说明女贞落种不及喜树随时间的变化强烈。女贞高峰期从9月30日到10月20日,持续时间为25天左右,高峰期种子散布数量占散布期种子总量的90.6%。三角枫种子在9月25日到12月5日的散布期中,散布曲线出现双峰曲线,这也是受天气状况影响所致。在10月25日之

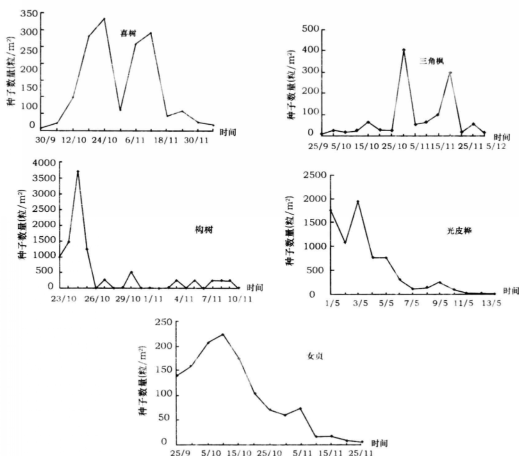


图 1　不同树种种子雨的时间异质性

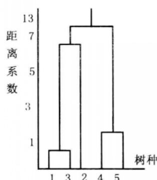


图2　5个树种种子散布特征聚类图
注:1,2,3,4,5,分别代表喜树、女贞、三角枫、构树和光皮桦

前,种子散布数量增加缓慢,过后增加迅速,10 月 30 日左右出现散布高峰期,峰值为 403 粒/m²。11 月 5 日前后由于连续阴雨,温度低,湿度大,不利于种子下落,因而种子散布数量减少。11 月 15 日前后连续晴天且风速较大,因此种子散布数量逐渐增加,到 11 月 20 日以后又出现散布的高峰期,峰值达 296 粒/m²。三角枫种子散布的高峰期从 10 月 25 日到 11 月 25 日,持续时间为 30 天左右,高峰期种子散布量占观察期散布量的 79.4%。构树以果序(聚合果)的形式下落,平均每个果序 245 粒种子,种子的散布曲线有一个明显的高峰期,从 10 月 23 日开始落果,过后迅速增加,两天后出现散布的高峰期,为 15 个果序/m²,共 3500 粒/m²,从 10 月 25 日后迅速下降,26 日后落果不连续,且数量很少。构树的种子散布高峰期从 10 月 23 日开始,持续 4 天,高峰期落果量占总落果量的 78.9%。光皮桦的种子散布也有一个明显的高峰期。从 5

月1日开始大量落种，由于5月2日有雨，雨天不利于种子飞散，因此5月2日种子数量减少，5月3日晴天有风，光皮桦种子散布达高峰期，为1960粒/m^2，5月4日后种子迅速减少，光皮桦种子散布高峰期从5月1日开始，持续时间为3天，高峰期散布量占散布总量的76.4%。

3.2 种子雨类型划分

由上分析可知，5个树种的种子散布期长短、高峰期持续时间、高峰期散布量等参数均不同，根据这些数量指标，把5个树种进行系统聚类分析，聚类结果见图2。从图2可知，5个树种的种子散布时间动态特征分为3种类型，第一类为双峰长时型，包括喜树和三角枫，第二类单峰短时型，包括构树和光皮桦，第三类为单峰长时型，包括女贞。各类型特征各异：双峰长时型的种子散布出现双峰现象，散布量受当时气象条件影响较大，高温干燥天气有利于种子散布，这与他们是翅果和带翅瘦果等果实类型有关。峰值出现的时间较迟，高峰期延续的时间较长，种子散布所经历的时间跨度大。单峰短时型种子成熟后在较短时间内即散布完毕，种子散布较双峰长时型迅速而集中，因而受外界条件、天气状况等因素的影响小，散布曲线为单峰曲线。高峰期出现的时间也较双峰长时型早且持续时间短。其中光皮桦是以种子迅速散布为特征，高温、干燥有风天气有助于种子散布。而构树是以果序脱落为特征，成熟后在降雨和风的作用下有利于脱落，果序内含多数种子，从而使种子脱落期相对的集中。单峰长时型的种子散布呈单峰曲线，种子散布经历时间长，高峰期出现的时间较迟且持续时间长，其曲线斜率不及前两类型的大，说明各个时期种子散布的数量变化和缓，时间异质性不及前两类型的明显。这与女贞果实是浆果状核果，其散布受外界的温度、风、雨的影响较小有关。

主分量分析的结果表明：在种子散布期长短、高峰期持续时间、高峰期散布量、高峰期散布量占观察期总量的比例4个数量指标中，种子散布期长短的贡献率最大，达72.78%，其次为高峰期持续时间，达22.73%，说明种子散布期和高峰期持续时间的长短是各类型的主要差异，种子散布期长，受外界因素的影响大，散布曲线波动性大，高峰期出现时间迟且持续时间长，反之亦然。体现出种子散布的时间异质性，进而影响到种子库输入量的差异。种子散布的时间特征是进化过程中形成的特性，亦是一种生态对策，有明显的生态意义。如种子散布时间长的树种，能在较长的时间内给种子库输入种子。而散布期短的树种，以短时期内大量下种，使种子充分利用短暂有利条件迅速发芽成苗，保持种群的繁衍。如果下种后没有能够即时萌发而失去生活力，则不利于种群的繁衍。这方面的例子很多，如红树林植物种子在树上果实中萌芽成小苗后再脱离母株下坠插入淤泥中发育为新株(胎落习性)，是对热带海岸泥滩生境的适应。有的在树枝上常年不落，形成树干种子库，不断补充到土壤中，增加了种子散布到适宜生境得以萌发的机会，有利于种群的繁衍。如有的松树有闭果特性，球果成熟后，由于种鳞被松脂胶着在一起不能开裂，只有等森林火灾发生时，借助高温将松脂融化，球果才开裂，种子得以落到地面上，此时地表已被火烧过，具备有利于种子接触土壤和种子发芽的条件(徐化成，1998)。

3.3 不同时段种子雨的质量分析

不同时期的种子散布到地面上后，并不一定都能发芽成苗，除了受外界条件的影响外，种

子质量的好坏是主要的原因，即不同时期散布的种子具不同的质量。光皮桦和喜树不同下种时期的种子质量见表1和表2。

表1 不同落种时期光皮桦种子的千粒重和发芽率 （1998年）

日期(5月)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
千粒重(g)	0.1574	0.1791	0.1732	0.1911	0.1917	0.1839	0.1773	0.2131	0.1961	0.2066	0.1933	0.2330	0.2013
发芽率(%)	60	60	50	70	70	77	63	56	78	62	80	64	14

表2 不同落种时期喜树种子的千粒重和发芽率 （1997年）

散布时期	发芽数(粒)	空粒(粒)	昆虫损坏(粒)	腐烂(粒)	千粒重(g)
10月12日	0	85	3	12	19.40
10月22日	24	70	2	4	19.30
11月12日	32	56	5	7	23.30
11月22日	80	10	3	7	25.80
12月5日	81	10	5	4	28.10
12月20日	74	14	7	5	27.30
1月3日	60	20	14	6	25.10
1月20日	31	50	15	4	21.20

注：以上测发芽率的供试种子均为100粒。

由表1可知，不同时期脱落的光皮桦种子千粒重和发芽率均不同。种子千粒重随种子的发育而逐渐增加，种子完全成熟后，趋于稳定。材料表明，种子千粒重散布初期（5月1～3日）平均为0.1699g，中期（5月4～7日）平均为0.1860g，后期（5月8～13日）平均为0.2072g。光皮桦种子的发芽率以5月11日散布的最大，散布初期平均为56.7%，中期平均为70%，后期（不包括5月13日）为68%。喜树不同时期脱落的种子质量变化较明显，早期（10月12～11月12日）空粒比例大，平均70%，发芽率19%，千粒重20.7g，而中期（11月22～12月5日）空粒平均10%，发芽率80%、千粒重27.0g，后期（12月20～1月20日）质量又复降低，空粒平均28%，发芽率55%，千粒重24.5g，特别是1月20日收集的种子质量尤低，种子质量变化呈钟形曲线。说明散布中期喜树种子质量最好，散布前期和后期种子质量较差。种子雨的时变过程表明，不同时段的种子雨对种子库形成的贡献是不同的。

4 结 论

4.1 喀斯特森林种子雨散布是一个时变过程，其散布的时间动态特征可分为双峰长时型、单峰短时型和单峰长时型三种类型，各类型特征各异。不同时段种子质量不同。种子雨的时变过程表明，不同时段的种子雨对种子库组成与动态的贡献大小不同。

4.2 种子雨是土壤种子库种子输入的主要来源，因此喀斯特森林种子雨的时间动态是导致土壤种子库结构与动态变化的主要原因，对喀斯特森林种子雨的时间动态变化规律进行研究，可预测退化喀斯特森林植被恢复的潜力，揭示喀斯特森林发生、发展的内在机制。

THE TEMPORAL VARIATION OF SEED RAIN IN KARST FOREST

Long Cuiling
(Department of Resources and Environment Science, Guizhou Normal University)
Zhu Shouqian Zhu Xiaoke
(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

In order to discuss the dynamic variation of seed bank in Karst forest, temporal variation of typical trees in Karst forest and quality and quantity of seeds in different time were studied. It showed that the progress of seed spread was different owing to the time stage and the tree types. It could be divided into three types: two-humped and long – term type, single-humped and short-time type and single-humped and long – term type. The seeds at middle stage had the best quality.

Key words: Karst forest, Seed rain, Dynamic of time

喀斯特森林土壤种子库种子命运初探*

龙翠玲　　　　朱守谦

（贵州师范大学资源与环境科学系）　（贵州大学林学系）

摘要：为探讨退化喀斯特森林生态系统恢复和重建机理，了解土壤种子库在植被恢复中的作用，采用人工模拟自然的方法，种子埋藏试验表明种子库中种子命运受种子休眠特性、动物活动、种子埋藏条件的影响。休眠、发芽、霉烂、被害和损失等不同命运及其比例决定了种子库种子的输出格局。

关键词：喀斯特森林　土壤种子库　种子命运

土壤种子库（Soil seed bank）即存在于确定面积的土壤表面及其下的土层中具有活力的种子总数。它作为潜在的植物种群以及原先植被的繁殖体来源，在退化喀斯特植被的自然恢复过程中具有巨大的潜在重要性。因此，土壤种子库中有活力种子的去向即种子命运如何将是决定种子库能否由潜在种群顺利萌发补充到现实种群中去的关键。现对喀斯特森林土壤种子库种子命运进行研究，把种子的命运与种子库动态变化结合起来，为以后对退化喀斯特森林植被的自然恢复与演替研究奠定基础。

1　材料与方法

目前研究种子库内种子的命运难度较大。本研究尝试用不同类型的种子在野外埋藏，定期进行观察，以模拟自然条件下种子的耗损情况。供试种子有女贞（*Ligustrum lucidum*）、棕榈（*Trachycarpus fortunei*）、白蜡（*Fraxinus chinensis*）、喜树（*Camptotheca acuminata*）、南蛇藤（*Celastrus articulatus*）和小果蔷薇（*Rosa cymosa*）6 种，把各类型完好种子 100 粒（棕榈 80 粒）放在较隐蔽、基本不受人为干扰的灌丛下较平坦的地方，保持试点的自然状态，定期对种子去向进行观察。

* 本文曾发表于贵州师范大学学报（自然科学版），2001，19(2)。

2 结果与分析

2.1 土壤种子库中种子命运格局分析

种子埋藏试验结果见。表中被害种子数为野外受动物咬损而失去发芽力的种子数,种子损失数为不明去向的种子数,按推理主要是动物吃食搬运所致。因为试验点地形平坦,被雨水冲走的可能性不大。结果表明:埋藏62d后,损失种子数为24~67粒,占总种子数的30%~67%,被害种子数为1~30粒,占1%~30%,霉烂种子为4~60粒,占5%~60%,留存有活力的种子0~4粒,占0~4%,已发芽的种子0~37粒,占0~46%。果实类型不同对其种子命运有较大影响。像小果蔷薇、女贞等肉质果类,其种子的损失率相对于白蜡、喜树等干果的损失率大,这是由动物的取食、搬运所致,具体动物种类有待研究。尤为突出的是小果蔷薇,100粒种子中被害的仅1粒,而被动物取食和搬运的达67粒,剩余的32粒全部霉烂,没有发芽和具活力的种子。南蛇藤100粒种子中,被害、霉烂、被动物取食搬运的相近,也无发芽和具活力的种子。相反,棕榈供试的80粒种子中有37粒发芽,24粒损失,15粒被害,4粒霉烂,库中无活力种子存在。从这些树种的试验可看出,进入库中的种子,霉烂和被动物取食搬运的比例最多,被害的次之,而发芽和保存活力的皆少,固然这与物种种子特性有关,这些虽不能说是普遍规律,却也揭示了库中种子命运动态的一种格局。

表1 自然条件下种子的萌发与耗损情况(粒)

树种	供试种子或果实数	被害种子数	霉烂种子数	结构完整具活力种子数	发芽数	种子损失数
女贞	100	12	40	3	2	43
棕榈	80	15	4	0	37	24
白蜡	100	5	60	0	0	35
喜树	100	17	45	4	0	34
南蛇藤	100	30	39	0	0	31
小果蔷薇	100	1	32	0	0	67

种子进入种子库后,在萌发之前,经动物的搬运、贮藏等对种子空间再分配,扩大了种子的散布范围,增加了种子传播到可萌发安全生境的机会,对种子的萌发、未来植被的组成和分布格局的形成至关重要。看来动物对种子传播和库内种子命运的影响是普遍存在的,也是适应进化的结果,有其明显的生态意义。据不完全统计,茂兰喀斯特森林保护区386个森林树种中,肉质果树种179种,占46.38%,以鸟类为其传播者。该保护区有鸟类12目28科103种(周政贤,1987),大量鸟类取食肉质果实,将种子传播到各种类型群落中。植物群落中尽管有大量的种子被动物吃掉或损毁,但是在传播上总的说来是有效的,尤其是远距离的传播。许多种子被动物吃了以后未能消化,而从原产地带到很远的地方排出以后,还可以保持种子的生活力。

在野外可以看到许多悬崖峭壁，向内倾斜的凹陷处有实生苗长出，这极可能是与鸟类在吃食树木果实排出种子，或鸟类在吃食过程中带入凹陷处，因为这些地方不是其他动物所能到之处，而周围也没有这些树种的母树，并非风力传播所致。坚果类蒴果类果实多为兽类，尤其是啮齿类动物食用和传播。该保护区内有兽类 7 目 17 科 27 属 34 种，啮齿目 5 科 14 种（周政贤，1987）。许多动物取食果实的同时，具有搬运、聚集、贮藏种子的习惯，如蚁类把种子搬运到贮藏地点或藏匿处，在这些地方种子得以发芽。

2.2 种子休眠特性的差异对种子命运的影响

影响种子库种子命运的重要因素是种子休眠特性的差异。休眠特性决定了土壤种子库中种子从休眠库到活动库的流动。这方面的研究同样具极大难度，本研究尝试用种子沙藏处理等试验来旁证上述种子由休眠库到活动库的流动。以朴树、小果蔷薇为例，未经沙藏时，他们的发芽率均为 0，表明是处于休眠库。经过 47d 沙藏后，发芽率、发芽势和平均发芽速度均显著上升，表明部分已进入活动库。苦楝（*Melia azedarach*）去壳前的发芽率为 0，表明其处于休眠库，去壳后发芽率上升为 20%，表明部分已进入活动种子库。而去壳可以表征为在种子库内所经历的变化过程和结果，其实质是种皮透水性的增加。有些类型的种子萌发是很迅速的，如光皮桦（*Betula luminifera*）种子下落后，没有休眠期，只要条件适宜，3d 即可萌发，10d 左右全部萌发结束，因此在光皮桦落种前和落种后 1 个月，在库中没有发现其种子。光皮桦正是以产生大量小粒种子的形式，以风播的方式占据生境，使种群得以繁殖扩大的。野外调查发现，即使在生境条件极差的采矿迹地中也有成片的光皮桦林便是一个例证。具休眠习性的种子遇到环境条件变化打破休眠后，迅速发芽进入幼苗库，这种环境条件变化常与干扰、灾变（Catastroph[illegible]）等相联系，是当前生态学中研究的热点之一。休眠特性的有无及发育程度也是长期适应进化过程中形成的，都有其明显的生态意义。

2.3 种子库中种子埋藏条件对种子命运的影响

种子库中种子埋藏深度对其命运亦有很大影响。本研究探索了一些树种不同埋藏深度对种子发芽的影响（表 2）。

结果表明：枯枝落叶层和表层 0～5cm 是保存种子活力，种子发芽率的有利环境。此层以下发芽率急剧降低，四个树种的反应趋势一致。看来不同土层深度土壤环境不同，在含水量、温度、微生物种类上均有差异，是影响种子生活力保存和萌发的主要因素。对于乔、灌木树种而言，枯枝落叶层和 0～5cm 土层深度有利于种子萌发，随着埋藏土层的加深，种子生活力下降，即使有少部分能发芽，但由于埋藏太深对出土的影响大。因此，埋藏土层太深对于休眠期短、种皮薄的大粒乔灌木种子而言是不利于其萌发成苗的。喀斯特生境土层浅薄，多数地段土层深度不超过 20～30cm。杂草种子常在土壤深层中可保存许多年，是由于几乎所有杂草种子都被覆有防止种胚在休眠期受外界不良影响的紧密的、水和空气难于透过的膜（角质层），且其种子形态较小。因此，这是土壤种子库以草本植物为主少有乔灌木树种的原因之一。

表 2　不同土层埋藏深度的种子发芽率(%)

树种	埋藏条件			
	枯枝落叶层(2cm)	0～5cm	5～10cm	10～15cm
竹叶椒 *Zanthoxylum planispinum*	40	34	22	9
朴树 *Celtis sinensis*	45	50	24	3
火棘 *Pyracantha fortuneana*	31	42	15	0
冬青 *Ilex chinensis*	28	17	8	0

3 结　　论

3.1　土壤种子库的结构与动态变化受种子命运的影响。植物种子进入土壤种子库后,种子的休眠发芽、霉烂、被害和损失等不同命运构成土壤种子库动态变化的各种要素,这些要素将影响到种子的输出格局。

3.2　种子的休眠特性是影响种子库种子命运的内在因素,对这一问题的研究提示了干扰发生时种子由休眠库转变为活动库的内因,是种子库由潜在种群转变成现实种群的关键。进而为地上植被的组成和演替作出贡献。

3.3　动物活动是影响种子库种子命运最主要的外在因子,它使植物种子在空间范围内得到有效传播,动物对植物种子的取食、搬运、贮藏等行为将对种子将来能否萌发成苗的命运有影响,如果种子在新的生境中得以萌发并定居下来,对植物种群的扩散是非常有利的。

A PRELIMINARY DISCUSSION ON THE FATE OF SEEDS IN SOIL SEED BANK OF KARST FOREST

Long Cuiling
(Department of Resources and Environment Science, Guizhou Normal University)
Zhu Shouqian
(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

The fate of seeds in soil seed bank of Karst forest was studied by a method of seed buried test. It showed that the fate of the seeds in soil seed bank was affected by the dormancy seeds, the animals action and the buried conditions. The output patterns of the seeds in the soil seed bank depended on the proportion of dormant, germinating, rotten, damaged and losing of the seeds.

Key words: Karst forest, Soil bank, Fate of seeds

贵州悬竹化感作用初步研究*

何纪星　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：本文用生物鉴定法初步研究了贵州悬竹叶、枝、根浸提液对梓树、喜树种子发芽，胚轴、胚根伸长和幼苗高度、重量等的影响，表明了化感作用的存在，供体化感影响的多样性和受体响应的多变性。对化感作用研究的复杂性和今后研究中浸提液浓度设置、生物鉴定方法和指标选择等进行了讨论。

关键词：化感作用　　贵州悬竹　　生物鉴定　　浸提液浓度

贵州悬竹（*Ampelocalamus calcareus*）是茂兰国家级自然保护区喀斯特森林灌木层常见物种，具有分布广，盖度大，数量多的特点，研究其化感作用对于了解喀斯特森林树种间的化感作用有一定代表性，对于认识了解物种间的生化影响在群落演替过程中的作用有较大意义。

1　材料与方法

供体贵州悬竹采自荔波茂兰国家级自然保护区。取其叶、枝、根自然风干，捡净后粉碎装瓶待用。受体是采自贵阳花溪的梓树（*Catalpa ovata*）和喜树（*Camptotheca acuminata*）种子。浸提液制备是按比例称取相当于1g干重的风干粉碎样品，用20ml蒸馏水浸提48小时后过滤得到5%浓度的母液，盛入玻璃瓶中置于冰箱内保存备用。发芽试验是用经高温高压消毒的培养皿和滤纸构成发芽床，将受体种子经筛选消毒后摆放于培养皿中，梓木每皿50粒，喜树每皿40粒，滴入供体水浸液，浓度为5%，0.5%，0.1%，0.01%，以纯蒸馏水做对照，各重复3次，放入28℃恒温箱内培养，观察发芽状况，统计发芽率，发芽结束后测量胚根、胚轴长，用方差分析和 t 检验进行比较，并按 $RI=(T_i-T_0)/T_0$ 计算化感效应指数（式中 T_i 为处理值，T_0 为对照值）。

幼苗试验是把经催芽露白的梓树、喜树种子播入花钵中，以消过毒的蛭石做基质，各10盆

* 周林、涂华芬、杨细妹参加了实验工作，特此致谢。

盆,每盆为一个处理,用完全营养液将贵州悬竹叶、枝的浸提母液分别配置成1%,0.5%,0.1%和0.01%浓度的培养液,以完全营养液做对照进行灌溉栽培试验,花钵置于28℃培养箱内,每天光照时间12小时,光照强度2300lx。培养约2个月后,按机械抽样隔株测定苗高、叶面积、地上部分重量等,生长期末进行全面调查。

2结 果 分 析

2.1 贵州悬竹浸提液对梓树、喜树种子发芽的影响

测定结果见表1。

表1说明:①在试验浓度范围内叶、枝、根浸提液对梓木种子发芽,胚根、胚轴伸长均有低促高抑的现象。就种子发芽而言,0.5%的浓度为抑制效应,而0.1%的浓度为促进效应。就胚根胚轴伸长而言,5.0%浓度时为抑制效应,0.5%浓度时有促进效应或极微弱的抑制效应。

表1 贵州悬竹叶、枝、根浸提液对梓木喜树种子发芽的影响

供体		梓木						喜树					
构件	浓度(%)	发芽率(%)	*RI*	胚轴长(cm)	*RI*	胚根长(cm)	*RI*	发芽率(%)	*RI*	胚轴长(cm)	*RI*	胚根长(cm)	*RI*
叶	0.01	61.4 b	0.09	3.98 a	0.06	4.76 a	0.05	25.0 a	-0.46	2.63	0.07	1.66	0.05
	0.10	73.4 a	0.31	4.11 a	0.09	4.79 a	0.06	30.0 a	-0.36	2.97	0.21	1.76	0.11
	0.50	48.8 a	-0.13	4.30 a	0.14	4.48 a	0.01	23.3 a	-0.50	3.37	0.38	1.75	0.11
	5.00	2.1 c	-0.96	0.30 b	-0.92	0.41 b	-0.91	15.0 a	-0.68	3.30	0.35	1.49	-0.06
	CK	56.1 b		3.77 a		4.54 a		46.7 b		2.45		1.58	
F	值	14.30**		39.24**		73.22**		1.44		1.11		0.25	
枝	0.01	67.5 a	0.20	3.52 a	-0.07	4.66 a	0.03	24.2 b	-0.48	2.84	0.16	1.47	-0.07
	0.10	59.2 a	0.05	3.45 a	-0.09	4.77 a	0.05	34.2 b	-0.20	2.83	0.16	1.80	0.16
	0.50	52.9 a	-0.06	3.82 a	0.27	4.37 a	-0.04	27.5 b	-0.41	3.15	0.29	1.80	0.16
	5.00	14.4 b	-0.74	0.59 b	-0.84	1.06 b	-0.77	15.0 b	-0.68	2.36	-0.04	1.08	-0.32
	CK	56.1 a		3.77 a		4.54 a		46.7 a		2.45		1.13	
F	值	5.06**		16.40**		23.52**		1.85		0.22		1.58	
根	0.01	58.1 a	0.04	3.90 a	0.03	4.72 a	0.04	25.8 b	-0.40	2.09	-0.15	1.51	-0.04
	0.10	60.9 a	0.09	4.01 a	0.06	4.75 a	0.05	32.5 b	-0.30	2.76	0.13	1.62	0.02
	0.50	54.1 a	-0.04	3.99 a	0.06	4.48 a	-0.01	20.0 b	-0.57	1.71	-0.21	1.22	-0.21
	5.00	3.0 b	-0.95	2.21 b	-0.41	1.48 b	-0.67	6.7 b	-0.86	0.34	-0.86	0.35	-0.78
	CK	56.1 a		3.77 a		4.54 a		46.7 a		2.45		1.58	
F	值	12.51**		2.05		11.32**		2.28		3.94		1.54	

表中数据为3次重复的均值,a、b、c为 t 检验。

RI 对喜树的化感影响截然不同,叶、枝、根不同浓度浸提液对其种子发芽均具抑制作用,平均为 -0.50, -0.44 和 -0.53。叶、枝浸提液对胚轴伸长都有促进作用,平均 *RI* 为0.25和0.14。根浸提液对胚轴伸长无明显低促高抑现象。各种浸提液对胚根伸长无明显低促高抑现象且较混乱。表明受体及不同指标对供体化感作用的响应是不一样的。②化感作用影响的程度不同。低浓度时叶浸提液对梓木种子发芽最大促进效应达0.31,即发芽率提高31个百分点,枝浸提液对梓木的最大促进效应为0.20,即发芽率提高20个百分点。根浸提液的最大促进效应仅为0.09,即发芽率只提高9个百分点。高浓度时(5%)的抑制效应,叶的 *RI* 达 -0.96, 根为 -0.95, 枝为 -0.74。似有叶的化感作用影响最大的趋势。对胚根胚轴伸长的影响程度有与种子发芽一样的趋势。综合比较表明,贵州悬竹叶不同浓度浸提液对种子发芽,胚根、胚轴伸长的化感作用系数绝对值的平均值为0.3083, 枝和根分别为0.2675和0.2041,表明他们化感作用强度是叶 > 枝 > 根。对喜树的化感作用强度表现为根最大,叶次之,枝最小且两者相近,他们的化感效应指数的绝对值的平均值分别为0.3775,0.2767,0.2608。③方差分析表明,不同浓度贵州悬竹叶、枝、根浸提液处理下,对梓木种子发芽率和胚根、胚轴伸长与对照间的差异极显著。t 检验表明5%浓度处理下与对照相比常可达到显著、极显著差异。而同样条件下对喜树的种子发芽,胚根、胚轴伸长处理间差异不显著,t 检验表明只在发芽率上有显著差异。

2.2 贵州悬竹浸提液对梓树、喜树种子发芽过程的影响

贵州悬竹浸提液处理下,喜树、梓木的种子发芽过程均可用logistic曲线进行拟合 $N = K/(1 + e^{a-rt})$,式中 N 为 t 时刻的发芽率,K 为发芽结束时的最终发芽率,a 为常数项、r 为发芽率的增长速率,t 为时间天数,曲线拟合的相关系数较高,见表2。

表2 不同浓度浸提液作用下梓木、喜树种子发芽过程的logistic模型参数 *

供体		梓木				喜树			
构件	浓度(%)	K	a	r	R	K	a	r	R
叶	0.01	61.45	6.949	-0.9577	0.976	25.93	5.763	-0.3560	0.987
	0.10	73.43	5.965	-0.8015	0.954	30.51	7.129	-0.4825	0.989
	5.00	2.10	0.901	-0.0693	0.224	17.08	4.060	-0.3313	0.827
	0.50	48.88	7.368	-0.9421	0.974	24.06	3.475	-0.2838	0.982
枝	0.01	67.63	5.863	-0.7681	0.991	24.48	6.065	-0.4157	0.991
	0.10	59.74	5.103	-0.6452	0.937	37.49	3.226	-0.2149	0.951
	0.50	53.37	5.939	-0.6573	0.959	27.96	5.027	-0.3520	0.987
	5.00	16.94	5.866	-0.4907	0.982	18.64	4.150	-0.2349	0.989
根	0.01	58.10	7.209	-1.0068	0.944	28.40	6.939	-0.4068	0.977
	0.10	54.27	6.062	-0.8220	0.972	33.82	5.041	-0.3370	0.983
	0.50	54.31	5.452	-0.7681	0.981	21.25	4.781	-0.2974	0.986
	5.00	—	—	—	—	9.45	9.268	-0.4286	0.983
对照		56.26	5.630	-0.7883	0.971	51.14	4.534	-0.2748	0.988

* 模型及参数的含义见正文,R 为相关系数。

由表可见曲线参数除 K 有明显差异外，其余 a、r 的变化无规律可循。曲线材料也表明，在叶浸提液 0.01% ~ 0.5%浓度处理下，喜树、梓木种子开始发芽时间及发芽高峰时间与对照无明显变化。在 5%高浓度处理下，梓木发芽开始时间比对照推迟 6 天，发芽高峰时间也相应延迟。而喜树种子开始发芽时间推迟 1 ~ 4 天，发芽高峰时间却提前 1 ~ 3 天。枝浸提液 0.01% ~ 0.05%浓度处理下与对照相比无明显差异，5%浓度处理下梓木种子开始发芽时间推迟 2 ~ 4 天，高峰期也延迟 1 ~ 4 天。在各种浓度枝浸提液处理下，喜树种子开始发芽时间较对照推迟 1 ~ 3 天，发芽高峰时间提前 1 天。0.01% ~ 0.5%浓度贵州悬竹根浸提液处理下，梓木种子开始发芽时间和发芽高峰期与对照无差异，5%浓度处理下，则分别延迟 4 天。各种浓度处理下对喜树种子开始发芽时间推迟 1 ~ 11 天，除 0.01%浓度处理下，发芽高峰期较对照提早 1 天外，其余均较对照延迟 1 ~ 5 天。

2.3 贵州悬竹浸提液对梓树、喜树幼苗生长的影响

用盆栽试验法在处理 53 天后隔株测定了苗高、单株叶面积、鲜重和干重，样本数为 6 ~ 19 个，结果见表 3。表 3 材料表明，在试验浓度范围内贵州悬竹叶浸提液对梓树苗高的影响具低促高抑的趋势，由 0.01%到 1%的浓度，*RI* 由 0.17 变为 - 0.09。对单株叶面积、鲜重和干重均有不同程度的促进作用，其平均 *RI* 分别为 3.01，0.59 和 0.63。

表 3　贵州悬竹浸提液对梓木、喜树幼苗生长的影响

供体构件	浓度 (%)	梓木 苗高(RI) (cm)	单株叶面积(RI) (cm^2)	鲜重(RI) (g)	干重(RI) (g)	样本数	喜树 苗高(RI) (cm)	单株叶面积(RI) (cm^2)	鲜重(RI) (g)	干重(RI) (g)	样本数
叶	0.01	3.05(0.03)	6.19(4.34)	0.099(0.87)	0.012(1.00)	12	4.89(-0.06)	0.53(-0.84)	0.085(-0.29)	0.009(-0.31)	6
	0.10	3.08(0.04)	4.85(3.18)	0.079(0.49)	0.009(0.50)	12	5.17(-0.01)	1.90(-0.42)	0.110(-0.08)	0.011(-0.15)	8
	0.50	2.91(-0.01)	4.80(3.14)	0.089(0.68)	0.010(0.67)	14	4.27(-0.18)	1.34(-0.59)	0.078(-0.35)	0.008(-0.38)	10
	1.00	2.68(-0.09)	3.50(2.02)	0.070(0.32)	0.008(0.33)	14	4.36(-0.16)	2.15(-0.34)	0.130(0.08)	0.012(-0.08)	8
枝	0.01	2.56(-0.13)	5.32(3.59)	0.096(0.81)	0.013(1.17)	11	5.12(-0.02)	5.82(0.79)	0.140(0.17)	0.019(0.05)	12
	0.10	2.85(-0.03)	4.45(2.84)	0.087(0.64)	0.010(0.67)	15	4.31(-0.17)	3.16(-0.03)	0.110(-0.08)	0.014(0.08)	14
	0.50	2.78(-0.06)	3.79(2.27)	0.072(0.36)	0.009(0.50)	13	4.17(-0.20)	4.39(0.35)	0.140(0.17)	0.013(0.00)	11
	1.00	2.84(-0.04)	3.31(1.85)	0.068(0.28)	0.008(0.33)	10	3.86(-0.26)	1.54(-0.53)	0.090(-0.25)	0.010(-0.23)	11
对照		2.95	1.16	0.053	0.006		95.22	3.26	0.120	0.013	10

贵州悬竹枝浸提液对苗高生长有轻微抑制作用，平均 RI 为 - 0.07。对叶面积，鲜重和干重有轻微的促进作用，平均 *RI* 为 2.64，0.52 和 0.67。显然枝浸提液的影响低于叶浸提液。

在试验浓度范围内，贵州悬竹叶、枝、浸提液对喜树苗高有轻度抑制作用，平均 RI 分别为 - 0.10 和 - 0.14，也都表现出随浓度降低抑制程度减轻的趋势。叶浸提液对单株叶面积有抑制作用，平均 *RI* 为 - 0.55，而枝浸提液对单株叶面积的作用较无序。对鲜重和干重的影响也表现得较无序，*RI* 的大小及正负变化无规律，这可能与单株重量这性状变化较大，样本数不

够多有关。

3 讨　论

3.1　本研究以贵州悬竹为材料初步探索了喀斯特森林树种间的化感作用及其表现形式，表明化感作用确实存在，也说明其表现形式的多样。如不同构件(叶、枝、根)的化感影响不同，同一构件不同浓度的浸提液化感影响不同，既有抑制和促进，也有低促高抑。化感影响既表现在结果(种子发芽率)，也反映在过程(发芽开始期、高峰期)中，既影响种子发芽，胚轴、胚根延伸，也影响幼苗生长和干物质积累。因此，化感作用研究是一个复杂的课题，需要有较系统完整的试验设计，本研究对今后的工作有启示作用。

3.2　为了探明化感作用的规律，试验研究中浸提液浓度处理要设计好，过低的浓度反应不出抑制作用，过高的浓度则反应不出促进作用，低促高抑规律的揭示还可计算出由促变抑的拐点浓度。生物鉴定的方法，指标选择是又一重要环节，除种子发芽外，还应列入对幼苗生长、光合、蒸腾等生理过程的影响。

A PRELIMINARY STUDY ON ALLELOPATHY OF *AMPELOCALAMUS CALEAREUS*

He Jixing　　Zhu Shouqian

(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

By using a biological identification, the effects of water extracts from *Ampelocalamus* caleareus on seed germination, embryonic axis and radicle elongation, seedling height and weight of *Catalpa ovata* and *Camptotheca acuminata* were studied. The results showed that an allelopathy existed and the effects donor plants had diversity and the responsiveness of receptors was changeable. The complexity of allelopathy study, the design of water extract concentration, and the selections of biological identification and index were discussed in the paper.

Key words: Allelopathy, *Ampelocalamus caleareus*, Biological identification, Extract concentration

月月青化感作用初步研究*

何纪星　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：用种子发芽试验法研究了月月青叶、枝、根不同浓度浸提液对梓树、喜树、侧柏、刺槐种子发芽率，发芽势，胚根、胚轴伸长等的化感影响，结果表明，在试验浓度范围内（0.025～0.0001g/mL），都有不同程度的影响。喜树的种子发芽率，发芽势，胚轴、胚根伸长都受到不同程度的抑制。梓树的种子发芽，胚根、胚轴伸长也受到抑制，而对发芽势的抑制作用不明显。叶的化感作用大于根和枝。不同树种对月月青化感作用的反应不同。不同指标的化感反应亦不同。随浸提液浓度增加有抑制作用加强或由促进变成抑制的趋势。反映出供体化感影响和受体响应的多变性。

关键词：化感作用　　月月青　　生物鉴定

1　材料与方法

本研究的供体植物为月月青（*Itea ilicifolia*），于3月份采集鲜叶、枝和根在实验室内风干，粉碎，贮藏于干燥器内待用。受体树种梓树（*Catalpa ovata*）、喜树（*Camptothea acuminata*）、侧柏（*Platycladus orientalis*）和刺槐（*Robinia pseudoacacia*）的种子于10～11月采集，并密封冷藏待用。

浸提液制取为准确称取相当于1g干重的叶、枝、根样品，用20mL蒸馏水浸泡48小时，用双层纱布过滤得0.05g/mL的浸提母液，可稀释成不同浓度的浸提液。

发芽试验由培养皿内铺一层滤纸构成发芽床，每个试验梓树、侧柏、刺槐各50粒种子，喜树40粒。用供体浸提液做水分，置于28℃光照培养箱内发芽，对照用蒸馏水。每处理3个重复，按种子发芽试验常规操作，发芽试验结束后，量测胚根、胚轴长度。用公式 $RI=(T_t-T_0)/T_0$

* 范云美、何佩云参加了实验工作，特此致谢。

计算化感作用效应系数，T_i 为各处理的测值，T_0 为对照测值。

2 结 果

2.1 月月青叶浸提液的化感作用

月月青叶浸提液对受体种子发芽和胚根、胚轴伸长的影响见表 1、表 2。表 1 材料表明，月月青叶浸提液对几个供体植物种子发芽都有影响，但性质和程度不同。在试验浓度范围内对梓树、喜树和侧柏均表现为抑制作用，抑制程度随浸提液浓度提高而增加。梓树对照的发芽率为 90%，0.001% 浓度处理时发芽率为 81%，0.025% 浓度时降为 63%，RI 的平均值为 -0.20。t 检验表明各浓度处理与对照差异显著。而喜树的平均 RI 为 -0.54，除 0.001*g/ml* 浓度无差异外，其余皆达显著差异。侧柏的平均 RI 为 -0.39，只有 0.025*g/mL* 浓度时有显著差异。可见对这 3 个树种种子发芽的影响是喜树 > 侧柏 > 梓树。对刺槐种子发芽的影响与上述不同，低浓度 0.001*g/mL* 时与对照接近，高浓度时略高于对照，平均 *RI* 为 0.03，方差分析表明各处理间无显著差异。

月月青叶浸提液对受体种子发芽势的影响有下列 3 种情况；对喜树、刺槐的影响是降低发芽势，且随浓度提高降低程度增加，他们的平均 RI 分别为 -0.58 和 -0.30。对梓树的影响是随浓度增加，由降低发芽势变为提高发芽势，RI 由 -0.49 变为 0.23。而对侧柏的作用恰恰相反，随浓度的提高发芽势降低，RI 由 0.04 变为 -0.57。

表 1 月月青叶浸提液对受体种子发芽的影响

浸提液浓度	梓树				喜树				侧柏				刺槐			
(*g/mL*)	P	RI	G	RI	P	RI	G	RI	P	RI	G	RI	P	RI	G	RI
0.025	63*	-0.30	52.7	0.23	5*	-0.88	5.0	-0.77	38*	-0.58	22.3	-0.57	53	0.06	33.0	-0.32
0.010	71*	-0.20	49.3	0.15	13*	-0.67	5.0	-0.77	58	-0.36	56.4	0.10	53	0.05	34.7	-0.29
0.005	72*	-0.20	34.7	-0.19	22*	-0.46	12.0	-0.46	—	—	—	—	—	—	—	—
0.001	81*	-0.10	22.0	-0.49	35	-0.13	15.0	-.031	70	-0.22	53.3	0.04	49	0.03	35.3	-0.28
对照	90		43.0		40		22.0		80		51.3		50		48.7	
F 值	19*				48*				45.6*				0.28			

P 为发芽率(%)，G 为发芽势(%)，表中数值为 3 次重复的平均值，* 为处理与对照 t 检验达显著差异(下表同)。

表 2 月月青叶浸提液对受体种子胚轴、胚根伸长的影响

浸提液浓度	梓树				喜树				侧柏				刺槐			
(*g/mL*)	D_1	RI	D_2	RI	D_1	RI	D_2	RI	D_1	RI	D_2	RI	D_1	RI	D_2	RI
0.025	63*	-0.87	5.2*	-0.87	6.0*	-0.77	20.3*	-0.58	30.2*	0.85	43.1*	0.63	25.2*	-0.17	52.0*	-0.12
0.010	35.7*	-0.24	35.2	-0.10	14.1*	-0.45	38.1	-0.22	22.0	0.35	36.4	0.37	30.1	-0.01	54.1*	-0.09
0.005	39.9	-0.15	37.8	-0.03	18.1	-0.30	39.7	-0.19	—	—	—	—	—	—	—	—
0.001	41.9	-0.11	38.8	-0.01	20.0	-0.22	40.4	-0.17	25.4*	0.56	39.8*	0.50	31.4	0.03	60.0	0.01
对照	46.9		39.1		25.7		48.9		16.3		26.5		30.4		59.3	
F 值	51*		60*		12*		3.5*		3.6*		4.1*		0.33		0.64	

D_1 为胚根长(*mm*),D_2 为胚轴长(*mm*)。

月月青叶浸提液对受体胚轴、胚根伸长都有影响。在试验浓度范围内,对梓树胚轴、胚根伸长均表现为抑制作用。不同处理的胚根长平均为 31*mm*,而对照为 46.9*mm*,胚根长的平均 *RI* 为 -0.34。不同处理的胚轴长平均为 29.3*mm*,而对照为 39.1*mm*,胚轴长的平均 *RI* 为 -0.25。可见对胚根长的影响大于胚轴长。

对喜树胚根、胚轴伸长同样表现为抑制作用。不同处理的胚根、胚轴平均长分别为 14.6*mm* 和 34.6*mm*,对照为 25.7*mm* 和 48.9*mm*,其平均 RI 为 -0.34 和 -0.29,也是对胚根长的影响大于胚轴长。

对侧柏胚根、胚轴伸长的影响则反之,表现为促进作用并随浓度提高促进作用增强。不同浓度处理的胚根长和胚轴长平均为 25.9*mm* 和 39.8*mm*,而对照为 16.3*mm* 和 26.5*mm*,平均 RI 为 0.59 和 0.26,对胚根的影响大于胚轴。

对刺槐胚根、胚轴伸长的影响相对不明显,平均 RI 分别是 -0.05 和 -0.07。

2.2 月月青枝浸提液的化感作用

月月青枝浸提液对受体种子发芽和胚根、胚轴伸长的影响见表 3。

表 3 月月青枝、根浸提液对受体种子发芽和胚轴、胚根伸长的影响

浸提液浓度	梓树								喜树							
(*g/ml*)	*P*	*RI*	*G*	*RI*	D_1	*RI*	D_2	*RI*	*P*	*RI*	*G*	*RI*	D_1	*RI*	D_2	*RI*
0.025	84	-0.06	66.7	0.55	19.0*	-0.60	20.0*	-0.50	7*	-0.83	6.7	-0.69	21.0	-0.19	41.5	-0.15
0.010	81*	-0.09	50.0	0.16	34.0*	-0.30	35.0*	-0.10	13*	-0.69	7.5	-0.65	23.0	-0.09	37.7	-0.23
0.005	73*	-0.18	56.0	0.30	40.0	-0.20	37.0	-0.05	23*	-0.42	18.3	-0.16	21.0	-0.17	34.0	-0.30
0.001	75*	-0.17	46.0	0.07	44.0	-0.10	38.0	-0.02	20*	-0.50	10.0	-0.54	19.0	-0.25	42.0	-0.14
对照	90		43.0		46.9		39.0		40		21.7		26.0		48.9	
F 值	8.8*				21*		14*		3.3				0.3		0.9	
0.025	78*	-0.13	66.7	0.55	15.4*	-0.67	24.2*	-0.38	32	-0.21	15.0	-0.31	20.2	-0.21	41.2	-0.16
0.010	71*	-0.21	39.0	-0.09	27.4*	-0.42	32.7*	-0.16	25*	-0.38	20.0	-0.08	24.6	-0.04	35.6*	-0.27
0.005	75*	-0.17	62.0	0.44	42.0	-0.10	35.9	-0.08	22*	-0.46	7.7	-0.69	29.1	0.13	54.9	0.12
0.001	76*	-0.15	54.7	0.27	39.5	-0.16	35.3	-0.10	23*	-0.44	10.0	-0.54	31.6	0.23	52.3	0.06
对照	90		43.0		46.9		39.1		40		21.7		25.7		51.4	
F 值	1.09				61.6*		2.11		5.34*				0.71		5.33	

P 为发芽率(%),G 为发芽势(%)。D_1 为胚根长,D_2 为胚轴长。

表 3 材料表明,枝浸提液对喜树、梓树种子发芽的影响与叶浸提液完全一致。其平均 RI 分别为 -0.61 和 -0.13,喜树 > 梓树。对发芽势的影响与叶浸提液类同,能提高梓树种子的发芽势,且随浓度升高,提高作用增强,平均 RI 为 0.27。对喜树种子的发芽势则是降低作用,平均 RI 为 -0.51,随浓度增加,降低作用增强。两者相比化感影响程度是喜树 > 梓树。

对胚轴、胚根伸长的影响与叶浸提液类同,也是具抑制作用。试验浓度范围内,不同浓度处理喜树胚根长平均为 21.0*mm*,对照为 26.0*mm*,其平均 RI 为 -0.18,不同处理胚轴长平均为 38.8*mm*,对照为 48.9*mm*,其平均 RI 为 -0.21。

不同浓度处理梓树的胚根长平均为 34.3*mm*,对照为 46.9*mm*,平均 RI -0.30。不同处理

的胚轴长平均为 32.5*mm*,对照为 39.0*mm*,平均 RI 为 - 0.17。可见月月青枝浸提液对喜树的胚根、胚轴伸长影响程度相近,而对梓树则明显是胚根 > 胚轴。

2.3 月月青根浸提液的化感作用

表 3 材料表明,月月青根浸提液在试验浓度范围内对梓树和喜树种子发芽率均表现为抑制作用。不同处理梓树种子发芽率平均为 75%,对照为 90%,平均 RI 为 - 0.17。不同处理喜树种子发芽率平均为 25.5%,对照为 40%,平均 RI 为 - 0.37,抑制作用均随浓度提高而增强。

不同处理梓树种子发芽势平均为 55.6%,对照为 43.0%,平均 RI 为 0.29,总体上呈现促进的趋势。而不同处理喜树种子发芽势平均为 12.9%,对照为 21.7%,平均 RI 为 - 0.41,变化较无规律,总体上呈现抑制的势态。

月月青根浸提液对梓树和喜树胚根、胚轴伸长都有影响。对梓树有较强的抑制作用,在试验浓度范围内,不同处理的平均胚根长和胚轴长为 39.5*mm* 和 32.0*mm*,而对照为 46.9*mm* 和 39.1*mm*,平均 RI 分别为 - 0.34 和 - 0.18。对胚根伸长的影响大于胚轴伸长,随浓度增加抑制程度提高。对喜树的影响有异,随浓度升高由促进作用变成抑制,不同处理平均胚根长和胚轴长为 26.4*mm* 和 46.0*mm*,对照为 25.7*mm* 和 48.9*mm*,平均 RI 分别为 0.03 和 - 0.06,影响的程度相对较小。

3 讨　　论

3.1　化感作用的表现较多变。在相同实验条件下,不同树种对相同供体的化感响应不同,这是受树种遗传特性所控制。不同指标的化感反应也不同,如对胚根伸长和胚轴伸长的影响不同,对种子发芽率和发芽势的影响不同。受体对化感作用的响应过程很不相同,如实验条件下,有随浓度提高抑制作用增强的,有随浓度提高由促进变抑制即低促高抑的,也有抑制程度减轻的,也有变化无序的。

3.2　供体不同构件的化感影响不同,多数情况下叶 > 根 > 枝,个别情况下也有枝 > 叶 > 根,或叶 > 枝 > 根,反映供体化感影响的多变。不同构件化感影响的趋势有相对一致性。这可能与同一供体上不同构件所含化感物质较类同有关。

A PRELIMINARY STUDY ON ALLELOPATHY OF *ITEA ILICIFOLIA*

He Jixing   Zhu Shouqian

(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

By using a seed germination test, the allelopathy effect of water extract concentrations of leaves, branches and roots from *Itea ilicifolia* on the seed germination vigor and capacity, embryonic axis and radiele elongation of *Catalpa ovata*, *Camptotheca acuminata*, *Platycladus orientalis* and *Robinia pseudoacacia* were studied. The results indicated that a range of concentration test (0.025 ~ 0.001g/mL) showed a certain effect. The seed germination, embryonic axis and radicle elongation of *Camptotheca acuminata* were inhibited at a different degrees. The seed germination, embryonic radicle and axis elongation were also inhibited, but the inhibited on seed germination vigor was not obvious. The allelopathy of leaves was stronger than those of roots and branches. The responsiveness of different species to *Itea ilicifolia* was different. The allelopathy reaction differed with the index. With the extract concentrations increasing, an inhibition increased or a promotion reaction became an inhibition, which presented a diversity of donor allelopathy and receptor responsiveness.

Key words: Allelopathy, *Itea ilicifolia*, Biological identification

喀斯特森林树种化感作用实验研究结果统计分析

张萍　　何纪星　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：用定性方法测定了月月青、烟管荚蒾、火棘、白茅、蕨、枯落物和表层土壤浸提液的化学成分。月月青、白茅风干粉碎叶和鲜叶浸提液对梓树、侧柏种子发芽，胚根、胚轴伸长的影响，表现为效应系数随浸提液浓度变化而变化的趋势相同，但受体的影响程度和过程不尽相同，表明了实验方法一致性是保证实验结果具可比性的基础。554 个试验结果统计分析表明，月月青、烟管荚蒾、火棘、白茅、蕨、竹叶椒对刺槐、梓树、喜树、侧柏、滇柏有化感作用，并表现出较高的多样性。

关键词：化感作用　喀斯特常见树种　浸提液　统计分析

前言：化感作用（Allelopathy）是由德国科学家 H. Molish 于 1937 年首先提出的并把其定义为所有类型植物（含微生物）之间的生物化学物质的相互作用，这种相互作用包括有害和有益两方面。而后 70 年代中期，E. L. Rice 将其定义为一种植物通过产生并释放于环境中的化学物质对另一种植物产生直接或间接的毒害作用。这一定义首次阐明植物化感作用的本质是植物通过向体外释放化学物质而影响临近植物。80 年代中期 E. L. Rice 将有益和自毒作用补充到化感作用定义中，该定义已为大多数学者所接受。上述概念表明植物化感作用的主客体均是植物，不包括植物和动物及其他有机体的作用，化感物质是植物的次生代谢物质，而且必须有适合的途径进入环境。化感物质主要影响自身或临近植物的生长发育，若用于植物间的化学通讯（如报警）或导致环境污染（如一些树木挥发物和氧化氮形成烟雾）也不属于化感作用研究范畴（孔垂华，1998）。

化感作用是一种以化学物质为媒介发生的种间、种内关系。传统的种间和种内关系研究通常是以生长在一起的物种对资源的利用性竞争及其在高、径、材积、生物量等方面的表现为主要内容，重视了物理性因素的研究而忽略了生物化学因素的研究，导致对一些植物化感作用了解甚少。而就喀斯特地区树种间化感作用的研究而言几乎是空白。本研究以认识、了解自然现象，探索规律，丰富化感研究领域内容并为今后深入研究提供基础为目的，对黔中喀斯特

地区10多种典型乔、灌木树种、草本之间是否有化感作用及影响程度进行了研究。同时也为喀斯特地区人工造林、植被演替、自然恢复等提供化感方面的背景。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究是以黔中地区喀斯特森林中常见树种或人工造林树种女贞(*Ligustrum lucidum*)、喜树(*Camptotheca acuminata*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、滇柏(*Cupressus duclouxiana*)、梓树(*Catalpa ovata*)作为受体。以常见的灌木、草本月月青(*Itea ilicifolia*)、烟管荚蒾(*Viburnum utile*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、竹叶椒(*Zanthaxylum planispinum*)、白茅(*Imperata cylindrica* var. *major*)、蕨(*Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*)作为供体,研究这些灌木、草本植物的叶、枝水浸液对乔木树种种子发芽的影响。受体的种子分别于1998年10~12月期间采自树势优良的树木,品质良好。采摘后,除女贞混沙贮藏外,其余均密封冷藏(5℃)。供体植物分别采其枝、叶,风干粉碎置于干燥器内待用。为了比较亦用相近树种组成的林下枯落物和表层土壤的浸提液作为供体。

1.2 浸提液制备

按照含水量(见公式1)准确称取相当于1g烘干重的风干样品,置于烧杯中,加入20mL蒸馏水,浸泡48小时,用四层纱布过滤,配制成浓度为0.05g(烘干重)/mL的母液。然后将母液稀释成浓度0.025g/mL,0.01g/mL,0.004g/mL,0.001g/mL,0.0001g/mL的浸提液,置于冰箱冷藏(5摄氏度)备用。

$$含水量 = \frac{风干重 - 烘干重}{风干重} \times 100 \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots (1)$$

1.3 生物测定

种子发芽检测是在培养皿内铺一层滤纸构成发芽床,取消毒后的种子50粒均匀摆在发芽床上,以不同浓度的供体水浸液作为水分,对照用蒸馏水,放入温度为28℃的LRH-250-G型光照培养箱中,每个处理三个重复。每天注意加水,如发现发霉种子,立即将其取出,用相应浸提液冲洗干净,再放回皿内。若有霉烂种子,取出丢弃。实验期间,每天观察种子发芽情况并记录发芽数,直到发芽终止。最后测量胚根长和胚轴长,同时统计空粒和霉烂种子数,按公式(2),计算种子的绝对发芽率。本研究共完成554个种子发芽试验。

$$绝对发芽率 = \frac{发芽种子数}{(供试种子总数 - 空粒种子数 - 霉烂种子数)} \times 100 \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots (2)$$

1.4 数据统计

用化感效应系数 RI(公式 3)表征化感作用性质和强度,$RI > 0$ 为促进效应,$RI < 0$ 为抑制效应。绝对值越大则作用强度越大,反之亦然。

$RI = T/C - 1$………………(3) T 为处理值,C 为对照值。

2 结　果

2.1 浸提液的理化性质

不同供体水浸液的颜色,pH 及化学成分见表 1。

表 1　供体水浸液的颜色、酸碱度及化学成分

供体材料	月月青				烟管荚蒾		火棘		竹叶椒		蕨干叶	白茅		枯落物	表层土壤
	干叶	鲜叶	干枝	干根	干叶	干枝	干叶	干枝	干叶	干枝		干叶	鲜叶		
颜色	黄绿	淡黄绿	淡黄绿	淡红	乳黄褐	淡黄褐	橘红	淡黄绿	黄	黄	褐	黄绿	淡黄绿	褐	淡黄
pH	4.97	4.51	5.15	5.76	4.79	4.96	4.76	5.45	5.15	5.78	5.57	4.85	6.11	5.20	7.03
烯烃	+	+	+		+	+	++	+			+	+	+	+	—
醇类	—	—	—		—	—	—	—			—	—	—	—	—
酚类	++	+	++		++	++	+	+			++	+	+	+	—
醛类	—	—	—		—	—	—	—			—	—	—	—	—
糖类	++	++	++		++	++	++	++			++	++	+	++	+
羧酸	—	—	—		—	—	—	—			—	—	—	—	—
内酯	++	+	+		+	+	++	+			++	+	+	+	—
胺类	+	+	++		+	++	+	+			+	+	+	+	+
氨基酸	+	+	—		—	—	—	++			+	+	+	—	—
巯基化合物	++	+	++		+	+	++	+			++	+	+	+	—
有机酸	+	+	+		+	+	+	+			+	+	+	+	—
甾族	++	+	++		+	++	+	+			+	+	+	+	+
生物碱	—	—	—		—	—	—	—			—	—	—	—	—
甙类	—	—	—		—	—	—	—			—	—	—	—	—
香豆素	++	+	+		++	+	++	—			++	+	+	+	+
鞣质	+	+	+		+	+	+	+			—	—	—	—	—
黄酮	++	+	+		—	++	++	+			—	+	++	+	—

表中 + 表示存在该物质, + + 表示大量存在该物质,—表示不存在该物质。干样品是自然风干样品。

表 1 材料表明不同供体植物浸提母液的颜色和 pH 值有一定差异,这与其组成物质的差异有关。不同供体植物浸提液的化学成分是用定性分析方法鉴定的(陈耀祖,1981)。结果表明:不同供体水浸提液的化学成分及含量存在明显差异。在常见的 17 类成分中有 5 类成分即醇类、醛类、羧类、甙类和生物碱在 12 种供体水浸液中都未发现。有 3 类成分——糖类、胺类、甾类在 12 种供体水浸液中均含有,只在量上不同。剩下的 9 类成分在一些供体水浸液中没有,在另一些中有,含量多少也不尽相同。如烯烃在表层土壤水浸提液中没有,在其他水浸液中均

有,以火棘风干叶的含量最高。氨基酸在月月青叶、火棘风干枝、白茅叶和蕨风干叶水浸液中存在,且以火棘风干枝中含量最多,而在其他供体中都没有。从表1还可以看出,表层土壤水浸液的化感物质成分最单一,含量最少,枯落物居中,供体植物的化感物质成分较多,含量相对较高。叶、枝水浸液的化感物质成分基本类同,含量多数情况下是叶大于枝,个别也有枝大于叶的。此外,供体植物风干样品和鲜样品浸提液化学成分完全相同,除个别成分如黄酮在白茅鲜叶中含量大于风干叶外,其余均为风干叶等于或大于鲜叶。

2.2 不同浸提方法的浸提液化感作用比较

目前化感作用的研究方法有许多种,其中供体浸提液的制取方法,一些研究者用新鲜样品,一些则采用风干样品,对其优劣和实用性各持已见。不同制取方法的实验结果不尽一致,这直接影响到实验结果的可比性。为此我们首先进行了不同制取方法的对比试验。

按照含水率分别称取相当于1g烘干重的风干粉碎叶和鲜叶样品制成1g(烘干重)/mL的母液,再稀释成浓度为0.0001g/mL,0.001g/mL,0.004 g/mL,0.01 g/mL,0.025 g/mL的浸提液,以这两种浸提液作为水分对梓树和侧柏种子进行发芽试验。试验结果见表2。

表2 不同制取方法浸提液对种子发芽率,胚根、胚轴伸长影响的效应系数

树种	材料	浓度	梓		树	侧		柏
		(g/mL)	发芽率	胚根长	胚轴长	发芽率	胚根长	胚轴长
月月青	鲜叶	0.0001	-0.038	0.026	0.059	0.105	0.095	0.010
		0.0010	-0.069	-0.121	-0.071	0.032	-0.155	-0.086
		0.0040	-0.076	-0.199	-0.105	0.000	-0.217	-0.139
		0.0100	-0.183	-0.416	-0.190	0.000	-0.324	-0.416
		0.0250	-0.282	-0.843	-0.799	-0.097	-0.417	-0.258
	干叶	0.0001	0.040	-0.001	-0.005	-0.148	0.211	0.152
		0.0010	-0.137	-0.047	-0.135	-0.222	0.057	0.108
		0.0040	-0.145	-0.130	-0.175	-0.311	0.040	0.063
		0.0100	-0.202	-0.239	-0.215	-0.333	0.018	0.029
		0.0250	-0.226	-0.779	-0.822	-0.576	0.001	0.023
白茅	鲜叶	0.0001	0.000	0.017	-0.077	-0.008	0.196	-0.095
		0.0010	0.000	-0.098	-0.001	-0.081	-0.240	-0.196
		0.0040	-0.084	-0.132	0.020	-0.073	-0.346	-0.335
		0.0100	-0.107	-0.172	0.101	-0.210	-0.450	-0.387
		0.0250	-0.191	-0.209	0.150	-0.331	-0.563	-0.503
	干叶	0.0001	0.144	0.317	0.140	0.103	0.483	0.397
		0.0010	0.000	0.134	0.136	0.081	0.087	0.113
		0.0040	-0.014	0.145	0.110	-0.052	0.000	-0.024
		0.0100	-0.014	0.051	0.094	-0.178	-0.225	-0.164
		0.0250	-0.067	-0.183	0.080	-0.444	-0.493	-0.499

从表2可以看出,两种试验结果的一致性表现为两种树种的种子发芽率、胚根长、胚轴长的效应系数随浸提液浓度变化而变化的趋势均相同,即随浓度降低,效应系数负值减小或由负

转正或正值变大，说明化感抑制作用减弱，极低浓度时出现促进效应。但也有一定的差异性，表现为不同浸提液处理下，同一受体的响应程度（效应系数绝对值）及响应过程不尽相同，不同树种不同检测指标的响应也不尽相同。这可能与不同浸提方法的水浸液化学成分的差异有关。这表明两种浸提液都揭示了化感作用的存在，也表明试验方法一致的重要性，只有在方法一致条件下所获得的实验结果才有可比性。基于风干样品可一次性大量采样，适合同时做大批量实验，且自然风干后统一处理和贮藏能保持实验样品一致性，避免不同季节采样供体植物化感物质成分、含量不同带来的误差。同时用粉碎叶浸提可以增加样品与蒸馏水的接触面，使浸提更完全。所以，本研究全部采用风干样品粉碎后浸提的方法。

2.3 化感作用表现频率的统计分析

用月月青、烟管荚蒾、火棘、竹叶椒、白茅、蕨共 6 种供体的叶、枝从 0.0001g/mL 到 0.025 g/mL的 4～5 种浓度水浸液对刺槐、梓树、喜树、侧柏、滇柏 5 种受体树种的种子发芽率，胚根、胚轴伸长的影响做了 554 个试验。试验数据的统计分析表明上述条件下处理与对照有极显著差异即化感作用极显著的有 56 个，占总数的 10.1%。与对照有显著差异即化感作用显著的有 123 个占总数的 22.2%。与对照无统计意义的差异即无化感作用的有 375 个，占总数的 67.7%。这从宏观上表明这些植物间的化感作用是客观存在的。

若分别受体树种统计化感影响，供体对刺槐共做了 110 个处理，其中有极显著作用的有 30 个，占总数的 27.27%。有显著作用的有 10 个，占总数的 9.09%。无作用的 70 个占总数的 63.64%。对梓树做了 150 个处理，有极显著作用的有 30 个，占 20.0%。有显著作用的有 18 个，占 12.0%。无作用的有 102 个，占 68.0%。对喜树做了 108 个处理，有极显著作用的有 29 个，占 26.85%。有显著作用的有 6 个，占 5.56%。无作用的有 73 个，占 67.59%。对侧柏做了 90 个处理，有极显著作用的有 28 个，占 31.11%。有显著作用的有 9 个，占 10.0%。无作用的有 53 个，占 58.89%。对滇柏做了 96 个处理，有极显著作用的有 4 个，占 4.1%。有显著作用的有 7 个，占 7.29%。无作用的有 85 个，占 88.54%。表明不同树种对化感物质的反应和响应是不同的，这与树种的生物生态特性有关。

若分别供体植物统计，灌木供体共进行了 452 个处理，其中有极显著作用的有 102 个，占 22.5%。有显著作用的有 48 个，占 10.62%。无作用的有 302 个，占 66.81%；草本共进行了 102 个处理，有极显著作用的有 21 个占 20.59%。显著作用的有 8 个，占 7.84%。无作用的有 73 个，占 71.5%。表明灌木的化感作用大于草木。

若分别供体不同器官浸提液的化感影响进行统计，在总共 80 个试验中，叶处理有 40 个，极有显著作用的有 25 个，占 62.5%。显著作用的有 2 个，占 5.0%。无作用的有 13 个，占 32.5%。枝条处理共有 40 个，有极显著作用的有 14 个，占 35.0%。有显著作用的有 4 个，占 10.0%。无作用的有 22 个，占 55.0%。表明叶的化感作用强于枝。

若分别供体不同浓度水浸液对受体的化感影响进行统计，在总共的 554 个试验中，0.0001 g/mL 水浸液处理共有 54 个，有极显著作用有 8 个，占 14.81%。有显著作用的有 6 个，占 11.11%，无作用的有 40 个，占 74.07%。0.001 g/mL 水浸液处理的共有 125 个，有极显著作用的有 7 个，占 5.6%。有显著作用的有 13 个，占 10.4%。无作用的有 105 个，占 84.0%。

0.004 g/mL 或 0.005 g/mL 水浸液处理的共有 125 个,有极显著作用的有 15 个，占 12.0%。有显著作用的有 11 个,占 8.8%。无作用的有 99 个，占 72.9%。0.01 g/mL 水浸液处理的共有 125 个，极显著作用的有 29 个，占 23.2%。显著作用的有 10 个，占 8.0%。无作用的有 86 个，占 68.8%。0.025 g/mL 水浸液处理的共有 125 个，极显著作用的有 60 个，占 48.0%。显著作用的有 11 个，占 8.8%。无作用的有 54 个，占 43.2%。其中 0.0001 g/mL 处理的显著、极显著均是促进作用。表明不同浓度水浸液的化感效应不同,总体上有低促高抑的规律。

上述统计从宏观上表明供试植物间存在化感作用，灌木、草本植物，同一植物不同器官及不同浓度水浸液的化感作用不同，不同树种对化感影响的响应也不同。

3 讨　　论

3.1　关于化感作用的研究方法,一直是化感研究中最具争议的问题之一。针对化感物质进入环境的途径不同,研究者们采取不同的方法,但每种方法都不十分完善。淋洗途径只涉及地上部分，是几种途径中进入环境的方式和化感作用方式最单纯的一种,从而成为目前研究的主流。对于挥发途径也只涉及地上部分，但由于化感物质是气体，不仅难于收集而且很难确定化感物质的作用浓度和自然状态下化感效应的程度。植物残株分解和根系分泌两个途径相对来说要复杂得多，主要是因为这两个途径涉及土壤微生物的作用。土壤微生物不仅影响化感物质的数量，也影响化感物质的种类。有的植物体内含有毒物质,但并不表现化感作用,可能是由于土壤中微生物活动或土壤胶粒吸附作用的结果。因而很难分辨化学物质是植物产生的还是微生物作用的结果。且植物残株分解是一个长期的过程,在这个过程的不同时期,微生物作用的结果都不相同,实验室是很难模拟的。主要化感物质的分离提纯,再用于生物鉴定常有较好的效果,特别是组织培养手段的引入,解除了微生物对实验的干扰,是有前途的一种方法。然而他也存在分离提纯化感物质技术要求较高的困难。化感作用的研究方法无论从哪种手段来看,都存在一个与自然不尽接近的缺陷,实验室研究不完整地模拟自然,表现出与自然情况严重脱节是一个不可否认的事实。

3.2　模拟淋洗途径,用浸提液进行生物测定,研究化感作用是常用的手段。但就浸提液的配制方法方面,也存在巨大的争议。一些研究者采用干粉末浸提,他们认为,样品风干后失去的仅仅是水分,其他成分没有多大变化,且干叶可以一次性大量采集,同时处理、贮藏,用同一批样品进行实验,还可以克服因季节变化导致植物产生化感物质不同所造成的误差，用干叶粉末浸提可以增加样品与蒸馏水的接触面,使浸提更完全。而另一些研究者则认为样品在粉碎研磨过程中很多自然条件下不释放的酶、氨基酸、无机盐和含氮物质也释放出来,使浸提液成分失真而干扰了化感作用,主张用鲜叶进行浸提,这样更接近自然。这两种方法各有其优势与不足,研究者们各抒己见。基于不同浸提方式制取的浸提液化感影响的程度和受体响应的过程不同,因此,同一批实验中必定要采用相同的制取浸提液方法,才能保证实验结果的可比性。这是必须做到的。

3.3　本研究 554 个试验结果表明,这些供体植物对受体植物有化感作用。这种化感作用还表现出较高的多样性,包括供体浸提液化感影响的多样性,受体不同指标响应程度的多样

性，在另文中将对此做详细的分析。

THE STATISTICS OF ALLELOPATHY EXPERIMENTS OF KARST FOREST SPECIES

Zhang Ping　　He Jixing　　Zhu Shouqian
(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

The water extracts chemical composition of *Itea ilicifilia*, *Viburnum utile*, *Pryacantha fortuneana*, *Imperata cylindrica*, *Pteridium aquilinum*, litters and surface soil were analyzed by a qualitative determination. The water extracts from *Itea ilicifilia* and *Imperata cylindrica* air-drying leaves and fresh leaves had the effects on seed germination, radicals and embryonic axis elongation of *catalpa ovata* and *platycladus orientalis*, which effects showed the responsive coefficient changed with the water extracts concentrations, but the effective degree and process of the receptors were different, this showed that the experiment consistency was the comparative basis for guaranteeing the experiment results. The experiment result statistics analyze showed that *Itea ilicifilia*, *Viburnum utile*, *Pryacantha fortuneana*, *Imperata cylindrica*, *Pteridium aquilinum* and *Zanthoxylum armatum* had the allelopathy effects on *Robinia pseudocacia* , *catalpa ovata*, *Camptotheca acuminata*, *Cupressus duclousiana* and *Platycladus orientalis*, with a higher diversity.

Keywords: Allelopathy, Karst forest species, Water extracts, Statistical analyze

喀斯特森林树种化感作用研究

——供体化感作用和受体响应的多变性

张萍　　何纪星　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：不同供体枝、叶不同浓度水浸液对不同受体种子发芽，胚根、胚轴伸长的实验研究结果表明，在 0.0001 g/mL 到 0.025 g/mL 浸提液作用下，供体的化感效应系数出现由正变负，反映出化感物质低促高抑的普遍现象。受体对化感物质的响应呈现多样性，表现为不同受体，不同指标的响应特征和过程不同。供体化感作用的多样性表现为灌木的化感作用大于草本，植物的化感作用大于枯落物和表层土壤。不同物种的化感作用强度不同，同一物种叶的化感作用大于枝。水浸提液浓度与环境温度有一定的交互作用。多数情况下水浸提液浓度的影响大于环境温度和两者的交互作用。

关键词：化感作用　多变性　低促高抑　浸提液浓度　环境温度

化感作用是较复杂多变的，目前实证性的研究相对较少。对喀斯特森林树种化感作用的了解更是缺乏。本文旨在从大量相同条件的实验结果中，总结供体树种化感作用和受体响应的多变性及一般规律，以期对喀斯特森林树种化感作用的表现有进一步的认识。

1　研究材料与方法

见《喀斯特森林树种化感作用实验研究结果统计分析》一文。

2　结　　果

2.1　受体响应的多变性

相同实验条件下，不同供体对梓树等多个树种的种子发芽、胚根、胚轴伸长等影响见表 1。

2.1.1 低促高抑现象及其变化

不同供体不同构件的不同浓度水浸液对受体种子发芽过程的影响，统计分析表明共 49 个处理中，有 36 个呈现显著的负相关，即随供体浸提液浓度的增加，受体种子发芽的效应系数（*RI*）负值增大，表征抑制作用增强。可用数学模型 $y = a + b \cdot \log x$ 表达之，y 为种子发芽率的效应系数，x 为供体水浸液浓度，a 为曲线对原点的相对位置，b 为曲线变化斜率，皆为负值。模型参数不同，特别是 b 值的差异，表明化感作用强弱的差异和受体响应过程的差异。响应系数变化过程表明，在低浓度浸提液作用下，*RI* 常为正值，表明具促进作用。化感作用研究中，用受体植物的生物鉴定如种子发芽率、幼苗生长等对化感物质的响应有低浓度时具促进作用，高浓度时有抑制作用的普遍现象，在本研究中也得到充分的证实。不同的供体物种或构件（叶、枝等），不同的受体物种皆是如此，表明低促高抑可能具有较高的普遍性。但是不同物种，对不同供体，不同构件浸提液的低促高抑的变化过程却有较大差异，表现为由促变抑的拐点浓度不同，促进和抑制的程度也不同。在月月青叶 0.0001g/mL 浸提液作用下对刺槐和梓树的种子发芽率，均有促进作用，在 0.001g/mL 浓度下则具抑制作用，而侧柏则在 0.0001g/mL 浓度下仍具抑制作用。以火棘叶浸提液为例，对刺槐种子发芽的影响在 0.0001 ~ 0.004g/mL 浓度范围内皆具促进作用，在 0.01g/mL 浓度下具抑制作用，而对侧柏种子发芽率的影响则在 0.0001g/mL 浓度下具促进作用，在 0.001g/mL 浓度时即已有抑制作用。根据前述数学模型可以导出各个拐点浓度理论值，即由促进作用变为抑制作用理论浓度（表 2）。表列数据说明不同供体，对不同受体化感作用的拐点浓度是不同的。草本类的拐点浓度最高，表明在较高浓度时就有促进效应。灌木类最低，仅在极低浓度时才表现促进效应。

受体种子发芽后，胚根、胚轴伸长与供体水浸液浓度的相关关系与前述种子发芽类同，也存在低促高抑现象，也可获得相应的拐点理论浓度（表 3）。

2.1.2 种子发芽效应系数的变化

不同供体不同浓度水浸液对受体种子发芽率的影响是不同的，以供体叶 0.025g/mL 水浸液浓度为例说明之。月月青作用的效应系数依次是喜树（-0.875），侧柏（-0.576），刺槐（-0.305），梓树（-0.226）和滇柏（-0.110），*t* 检验表明，前 3 个树种是具显著抑制作用，后 2 个树种无统计意义上的显著作用。烟管荚蒾作用的效应系数依次是喜树（-0.958），梓树（-0.854），侧柏（-0.703），刺槐（-0.276），均达到极显著水平。火棘作用的效应系数依次是侧柏（-0.538），喜树（-0.458），刺槐（-0.343）和梓树（-0.331），竹叶椒作用的效应系数为喜树（-0.793），侧柏（-0.724），刺槐（-0.434），梓树（-0.323），均达到极显著差异。综合比较表明其效应系数的平均值为喜树（-0.771）> 侧柏（-0.635）> 梓树（-0.434）> 刺槐（0.340），表明受体响应上的多变性。

2.1.3 胚根伸长的效应系数的变化

各受体种子胚根伸长受到供体化感作用影响的情况与种子发芽率相比发生了一些变化。同样以叶水浸液 0.025g/mL 浓度为例，*t* 检验表明月月青对喜树、梓树、刺槐胚根伸长表现为显著的抑制效应，其效应系数分别为 -0.779，-0.767，-0.516，对侧柏和滇柏没有统计意义

表 1　不同供体水浸液对刺槐等树种种子萌发的影响

供体	器官	浓度 (g/mL)	刺槐发芽率(%) 平均	刺槐 RI	梓树发芽率(%) 平均	梓树 RI	喜树发芽率(%) 平均	喜树 RI	侧柏发芽率(%) 平均	侧柏 RI	滇柏发芽率(%) 平均	滇柏 RI
月	叶	0.0001	70.7**	0.116	86.0	0.040			76.7**	-0.148		
月		0.001	61.3**	-0.032	71.3	-0.137	35.0	-0.125	70.0**	-0.222	8.9	-0.110
青		0.004	58.7**	-0.074	70.7	-0.145	21.7**	-0.458	62.0**	-0.311	12.2	0.220
		0.01	52.0**	-0.179	66.0	-0.202	13.3**	-0.668	60.0**	-0.333	10.0	0.000
		0.025	44.0**	-0.305	64.0	-0.226	5.0**	-0.875	38.0**	-0.576	8.9	-0.110
		对照	63.3		82.7		40.0		90.0		10.0	
	枝	0.004	81.3	0.034	76.0	-0.151	23.3**	-0.480			17.8*	0.780
		0.01	82.0	0.042	81.3	-0.092	18.3**	-0.543			8.9	-0.110
		0.025	75.33	-0.042	84.0	0.061	6.7**	-0.833			8.9	-0.110
		0.001	77.3	-0.017	76.0	-0.151	20.0*	-0.5				
	根	0.004	83.3	-0.059	74.7	-0.165	21.7*	-0.458				
		0.01	78.7	0.0	74.0	-0.173	25.0	-0.375				
		0.025	70.7	-0.102	78.0	-0.128	31.7	-0.209				
		对照	78.7		89.5		40.0		90.0		10.0	
烟	叶	0.0001	60.0	0.184	84.0	0.016			96.7	0.074		
管		0.001	48.0	-0.053	78.0	-0.057	30.0*	-0.25	92.7	0.030	30.0	2.000
荚		0.004	47.3	-0.066	76.0	-0.081	33.3	-0.168	82.7	-0.081	14.3	0.430
蒾		0.01	42.0	-0.171	70.7	-0.145	15.0**	-0.625	48.7**	-0.459	4.5	-0.550
		0.025	36.7**	-0.276	12.1**	-0.854	1.67**	-0.958	26.7**	-0.703	1.1	-0.890
	枝	0.001	56.0	0.105	82.0	-0.084	38.3	-0.043			18.35	0.835
		0.005	56.0	0.105	72.0	-0.196	28.3	-0.413			18.9	0.890
		0.01	44.7	-0.118	79.3	-0.114	18.3**	-0.543			13.35	0.335
		0.025	35.3**	-0.303	70.0**	-0.218	6.7**	-0.833			11.13	0.113
火	叶	0.001	70.7**	0.395	87.3	0.056			92.7	0.030		
棘		0.001	59.3*	0.170	82.7	0.000	40.0	0.000	82.7	-0.081	18.9*	0.890
		0.004	51.3	0.012	79.3	-0.040	23.3**	-0.481	78.0	-0.133	13.3	0.330
		0.01	43.3	-0.145	73.3	-0.113	21.7**	-0.458	53.3**	-0.408	6.7	-0.333
		0.025	33.3**	-0.343	55.3**	-0.331	21.7**	-0.458	41.6**	-0.538	4.4	-0.560
	枝	0.001	37.3**	-0.264	88.7	-0.009	36.7	-0.083			15.5	0.550
		0.005	41.3**	-0.185	80.7	-0.098	30.0	-0.25			14.5	0.450
		0.01	52	0.026	75.3	-0.159	11.7**	-0.708			12.2	0.220
		0.025	42.7	-0.157	85.3	-0.047	8.3**	-0.793			11.1	0.111

续表

供体	器官	浓度 g/mL	刺槐发芽率（%）平均	刺槐发芽率（%）RI	栓树发芽率（%）平均	栓树发芽率（%）RI	喜树发芽率（%）平均	喜树发芽率（%）RI	侧柏发芽率（%）平均	侧柏发芽率（%）RI	滇柏发芽率（%）平均	滇柏发芽率（%）RI
竹	叶	0.0001	56.0	0.105	86.0	0.040			91.3	0.014		
叶		0.001	46.7	-0.079	81.3	-0.016	31.7	-0.208	79.3*	-0.119	19.2	0.920
椒		0.004	43.3*	-0.145	76.7	-0.073	25.0*	-0.375	82.0	-0.089	10.0	0.000
		0.01	33.3	-0.342	74.0	-0.105	21.7**	-0.793	46.0**	-0.489	6.7	-0.330
		0.025	20.0**	-0.434	56.0**	-0.323	8.3**	-0.793	24.8**	-0.724	5.6	-0.440
	枝	0.001	54.7	0.08	90.0	0.006	41.7	0.043			12.33	0.233
		0.005	51.3	0.012	78.7	-0.121	26.7*	-0.333			11.1	0.111
		0.01	48.7	-0.039	78.7	-0.121	23.3**	-0.418			10.0	0.000
		0.025	44.0	0.132	61.3**	-0.315	7.5**	-0.813			17.8	0.780
蕨	叶	0.0001	48.0	-0.053	88.7	0.073			98.7	0.097		
		0.001	50.7	0.001	80.7	-0.024			98.5	0.094		
		0.004	53.3	0.052	72.0	-0.129			76.0	-0.156		
		0.01	51.3	0.012	69.3*	-0.161			50.0**	-0.441		
		0.025	43.3	-0.145	52.0**	-0.371			26.7**	-0.681		
白	叶	0.0001	71.3**	0.407	91.3	0.104			99.3	0.094		
茅		0.001	63.3**	0.249	90.0	0.000			97.3	0.081		
		0.004	57.3*	0.131	88.7	-0.014			85.3	-0.052		
		0.01	47.3	-0.067	88.7	-0.014			74.0**	-0.178		
		0.025	42.0**	-0.171	84.0	-0.067			50.0**	-0.444		
		叶对照	50.67		82.7		40.0		90.0		10.0	
		枝对照	50.67		89.5		40.0		90.0		10.0	
枯		0.0001	84.0	-0.050								
落		0.001	74.4	-0.075	84.7	0.025						
物		0.004	70.0	-0.125	90.0	0.082						
		0.01	63.3*	-0.209	88.7	0.069						
		0.025	63.3*	-0.209	80.0	-0.031						
表		0.0001	84.0	0.050								
层		0.001	82.0	0.025	84.0	0.017						
土		0.004	80.0	0.000	94.0**	0.121						
壤		0.01	78.7	-0.016	82.7	0.001						
		0.025	77.3	-0.034	78.0	-0.056						
		对照	80.0		82.7							

表 2　供体水浸液浓度与乔木树种种子发芽效应系数回归方程的参数

供体	器官	刺槐 a	刺槐 b	刺槐 r	刺槐 g	梓树 a	梓树 b	梓树 r	梓树 g	喜树 a	喜树 b	喜树 r	喜树 g	侧柏 a	侧柏 b	侧柏 r	侧柏 g	滇柏 a	滇柏 b	滇柏 r	滇柏 g
月月青	叶	-0.735	-0.198	-0.9159	0.000194	-0.424	-0.111	-0.9677	0.000151	-1.739	-0.537	-0.9999	0.000578	-0.735	-0.153	-0.8923	0.000016	-0.243	-0.101	-0.4634	0.003927
	枝	0.031	0.015	0.1882		-1.057	-0.348	-0.9184	0.000829	1.073	-0.215	-0.7785	0.000010					-0.210	-0.127	-0.2525	0.022205
	根	-0.146	-0.058	-0.0522	0.003039	-0.130	0.011	-0.3252	0.000000	-0.635	-0.289	-0.9504	0.006349								
烟管荚蒾	叶	-0.578	-0.183	-0.9802	0.000694	-0.271	-0.077	-0.9063	0.000302	-1.691	-0.529	-0.8664	0.000636	-1.048	-0.315	-0.8734	0.000471	-4.557	-2.135	-0.9829	0.007338
	枝	-0.702	-0.292	-0.8730		-0.327	-0.078	-0.7209	0.000064	-1.679	-0.548	-0.9970	0.000863					-0.665	-0.543	-0.8426	0.059610
火棘	叶	-0.757	-0.298	-0.9845	0.002882	-1.067	-0.319	-0.8156	0.000452	-1.067	-0.319	-0.8156	0.000452	-0.831	-0.233	-0.9184	0.000271	-2.370	-1.090	-0.9876	0.006694
	枝	0.124	0.121	0.5813	0.094451	-1.675	-0.547	-0.9333	0.000867	-1.675	-0.547	-0.9333	0.000867					-0.393	-0.326	-0.9512	0.062299
竹叶椒	叶	-0.758	-0.223	-0.9750	0.000399	-0.444	-0.130	-0.8840	0.000384	-1.338	-0.391	-0.9470	0.000378	-1.025	-0.286	-0.8593	0.000261	-2.193	-0.991	-0.9577	0.006125
	枝	-0.367	-0.155	-0.9777	0.004288	-0.605	-0.210	-0.9351	0.001315	-1.676	-0.058	-0.9777	0.000000					-0.915	-0.285	-0.4860	0.000616
蕨	叶	-0.066	-0.015	-0.1865	0.000040	-0.555	-0.166	-0.9363	0.000454					-1.069	-0.327	-0.8992	0.000538				
白茅	叶	-0.521	-0.243	-0.9745	0.007177	-0.164	-0.064	-0.9526	0.002738					-0.635	-0.206	-0.8700	0.000827				
枯落物		-0.325	-0.074	-0.9348	0.000041	-0.006	0.020	-0.4149													
表层土壤		-0.086	-0.035	-0.9917	0.003490	-0.120	-0.063	-0.5050	0.012452												

注：模型为 $y = a + b\log x$，y 为效应系数，x 为供体水浸液浓度，g 是化感作用效应拐点浓度(g/mL)，r 为相关系数。

表 3　供体水浸液浓度与乔木树种胚根长效应系数回归方程的参数

供体	器官	刺槐 a	刺槐 b	刺槐 r	刺槐 g	梓树 a	梓树 b	梓树 r	梓树 g	喜树 a	喜树 b	喜树 r	喜树 g	侧柏 a	侧柏 b	侧柏 r	侧柏 g	滇柏 a	滇柏 b	滇柏 r	滇柏 g
月月青	叶	-0.735	-0.198	-0.9159	0.000194	-0.925	-0.264	-0.7846	0.000313	-1.198	-0.318	-0.9361	0.000171	-0.152	-0.084	-0.9470	0.015505	-1.616	-0.883	-0.9251	0.014790
	枝					-1.057	-0.348	-0.9184	0.000918	-0.757	-0.276	-0.8583	0.001810					-1.008	-0.697	-0.9728	0.035790
	根					-1.204	-0.361	-0.9809	0.000462	-0.635	-0.289	-0.9504	0.006350								
烟管荚蒾	叶	-0.150	-0.076	-0.2649		-1.072	-0.307	-0.7976	0.000322	-2.146	-0.785	-0.9896	0.001850	-0.335	-0.116	-0.8974	0.001290	-0.270	-0.153	-0.2551	
	枝					-0.928	-0.291	-0.8636	0.001400	-1.624	-0.546	-0.9946	0.001060					-0.255	-0.107	-0.8721	0.004140
火棘	叶	-0.497	-0.198	-0.8886	0.003090	-0.633	-0.176	-0.9229	0.000253	-0.735	-0.236	-0.9677	0.000768	-0.310	-0.142	-0.9457	0.006560	-1.026	-0.709	-0.9695	0.035720
	枝					-0.497	-0.162	-0.8958	0.000855	-0.239	-0.089	-0.4992						-0.214	-0.285	-0.9998	0.177470
竹叶椒	叶	-0.841	-0.166	-0.9972	0.000009	-0.815	-0.233	-0.8764	0.000318	-1.230	-0.490	-0.9549	0.003090	-0.521	-0.125	-0.4163		-0.213	-0.219	-0.9536	0.106510
	枝					-0.583	-0.187	-0.7529	0.000763	-1.117	-0.350	-0.8794	0.000644					-0.882	-0.419	-0.8940	0.007850
蕨	叶	0.087	0.080	0.9561	0.081750	-0.753	-0.237	-0.8772	0.000665					-0.294	-0.164	-0.5049					
白茅	叶	-0.482	-0.139	-0.9086	0.000341	-0.317	-0.149	-0.8743	0.007500					-1.309	-0.387	-0.9825					
枯落物		-0.482	-0.040	-0.8573	0.001000	0.047	-0.032	-0.4419													
表层土壤		0.044	-0.008	-0.1538		0.178	0.023	0.8348	0.00000												

注：模型为 $y = a + b\log x$，y 为效应系数，x 为供体水浸液浓度，g 是化感作用效应拐点浓度(g/mL)，r 为相关系数。

的显著影响。烟管荚蒾对喜树、梓树的抑制作用达极显著水平,效应系数分别为 - 0.934 和 - 0.899,对刺槐和侧柏有显著影响,效应系数为 - 0.392 和 - 0.221,对滇柏则没有统计意义的影响。火棘对梓树、喜树、刺槐、侧柏、滇柏的效应系数分别是 - 0.443, - 0.331, - 0.318, - 0.058,0,t 检验表明仅对梓树有极显著影响,对喜树有显著影响,其余没有统计意义的影响。竹叶椒的化感作用强度与前面不同,它对刺槐、梓树、侧柏有极显著影响 尤其对侧柏的作用特强、而对喜树、滇柏没有影响。上述分析可以看出各受体树种胚根伸长效应系数平均值及受影响大小的顺序为梓树(- 0.678) > 喜树(- 0.611) > 刺槐(- 0.446) > 侧柏(- 0.241) > 滇柏(- 0.001)。综合这些树种的胚根伸长与种子萌发 *RI* 的变化,主要有 3 种情况:一是种子萌发受抑效应小于胚根伸长。如四种灌木对梓树种子萌发和胚根伸长两个指标的平均效应系数为 - 0.434, - 0.675,位序在种子萌发为第四,而在胚根伸长为榜首。刺槐的情况也是如此,仅是变化不如梓树强烈。二是种子萌发抑制效应大于胚根伸长。如侧柏两个指标的平均效应系数为 - 0.635, - 0.241,其位序在种子萌发为第二位,在胚根伸长为第四位。三是种子萌发和胚根伸长的影响类同,如喜树发芽率和胚根长的平均效应系数是 - 0.635、- 0.611。供体不同浓度水浸液与受体胚根伸长效应系数的相关关系,也是对数线性回归关系,各处理组合的模型参数、相关系数和拐点浓度见表 3。总共 44 个处理组合中有 35 个组合是负相关关系,占处理总数的 79.6%,也反映了高抑低促的规律。如火棘叶对侧柏的影响,白茅对刺槐的影响,在 0.0001g/mL 浓度时出现促进效应。滇柏胚根长在 0.001g/mL 浓度时出现促进效应。有 2 个组合为正相关,占处理总数的 4.5%,意味着随供体水浸液浓度下降,受体胚根长负效应系数增加,化感作用增强,如蕨叶对刺槐和表层土壤对梓树胚根长的影响。有 7 个组合不显示相关,占处理总数的 15.9%。如烟管荚蒾叶对刺槐的影响,月月青叶和根对梓树的影响,火棘枝对喜树的影响,竹叶椒叶对侧柏的影响以及烟管荚蒾叶对滇柏的影响等。各供体不同浓度水浸液对受体胚根长影响的拐点浓度计算表明:不同供体水浸液对不同受体的拐点浓度不同。

2.1.4 种子发芽过程的多变

供体不同浓度水浸液对受体种子的萌发过程也产生影响。种子萌发过程都可用逻辑斯蒂增长模型拟合,但模型参数不尽相同。材料表明,受体种子的发芽率增长速率(逻辑斯蒂增长模型的参数 r)不随供体水浸液浓度递增而呈现规律性变化,说明化感物质对种子发芽率增长速率的影响呈现不确定性。但在发芽过程中,由于供体浓度不同引起种子开始发芽时间和达发芽高峰时间相异,主要表现为随供体水浸液浓度升高,种子开始发芽时间和达发芽高峰时间向后推延。例如,月月青叶,白茅叶 0.0001g/mL 与 0.025g/mL 水浸液处理相比,梓树种子发芽时间和达发芽高峰的时间分别推迟 1 天和 2 天。烟管荚蒾、竹叶椒叶处理下的侧柏开始发芽时间分别推迟 7 天和 4 天,达发芽高峰时间分别推迟 6 天和 4 天。看来,推迟的程度因种而异,变化较大。

2.2 供体化感作用的多变性

本研究的供体主要有灌木、草本和土壤(含枯落物)三大类,实验结果表明他们对供体的影响是不同的,显示出化感作用的多变性。以供体叶水浸液在 0.025g/mL 高浓度时的影响为例,

月月青对刺槐、梓树、侧柏3个树种种子发芽的平均效应系数是-0.369，烟管荚蒾是-0.611，火棘是-0.404，竹叶椒是-0.496。灌木效应系数的平均值是-0.470。而蕨和白茅的平均效应系数分别为-0.399和-0.227。草本效应系数平均值为-0.313。表明灌木的化感作用强于草本植物。从供体水浸液化学成分分析中可以看出，灌木类水浸液化感物质的含量大多高于草本类，这可能是灌木类化感作用大于草本类的原因。就灌木树种而言，也可看出其化感作用是烟管荚蒾>竹叶椒>火棘>月月青。草本类是蕨>白茅。

供体叶0.0001g/mL的极低浓度水浸液的影响常表现为促进作用。但不同供体的促进作用不同。同样以刺槐、梓树、侧柏3个树种种子发芽为例，月月青的效应系数平均为0.003，烟管荚蒾为0.091，火棘为0.160，竹叶椒为0.053。t检验表明只有月月青、火棘对刺槐为极显著的促进作用，其余皆无统计意义的影响。灌木供体的平均效应系数为0.077。蕨和白茅的平均效应系数分别是0.039，0.202，t检验表明白茅对刺槐和侧柏的影响分别为极显著和显著，其余亦无统计意义的影响。草本供体的平均效应系数是0.121。可见在低浓度时，草本供体的促进效应大于灌木供体。就灌木树种而言，促进作用以火棘最强，月月青最弱。与前述高浓度水浸液相比，抑制作用较弱的火棘促进效应变为最强，而抑制作用最强的烟管荚蒾的促进作用变得较弱，月月青的高浓度抑制和低浓度促进效应都是最弱。就草本而言白茅的促进作用大于蕨。

就供体对受体树种胚根伸长的影响而言，同样显示多变性。以供体0.025g/mL高浓度水浸液为例，月月青、烟管荚蒾、火棘、竹叶椒对刺槐、梓树和侧柏胚根长的平均效应系数分别是-0.431，-0.497，-0.061，-0.618，灌木的平均效应系数是-0.402。蕨、白茅的平均效应系数是-0.294，-0.340。草本的平均效应系数是-0.317。说明灌木比草本的化感抑制效应强。灌木中以竹叶椒的化感作用最强，月月青和烟管荚蒾居中并相近，火棘最弱。草本中白茅的抑制效应大于蕨。

低浓度时供体对受体树种胚根伸长同样表现促进作用，以0.0001g/mL浓度处理效应为例。月月青、烟管荚蒾、火棘、竹叶椒对刺槐、梓树、侧柏的平均效应系数分别是0.065，0.033，0.186，-0.105，灌木的平均效应系数是0.045。蕨、白茅的平均效应系数是0.034、0.257，平均为0.146。可见低浓度的促进作用草本大于灌木，草本是白茅大于蕨，灌木中火棘最强，竹叶椒最弱。

供体对受体胚轴伸长的影响也以0.025g/mL浓度水浸液为例。月月青、烟管荚蒾、火棘、竹叶椒对刺槐、梓树、侧柏的平均效应系数分别是-0.363，-0.479，-0.216，-0.627，平均为-0.421。以竹叶椒的化感抑制效应最强，烟管荚蒾次之，火棘最弱。蕨和白茅的平均效应系数是-0.279，-0.183，平均为-0.231。表现为蕨大于白茅。高浓度的化感抑制效应表现为灌木大于草本。

促进效应以0.0001g/mL浓度为例。月月青、烟管荚蒾、火棘、竹叶椒对刺槐、梓树、侧柏的平均效应系数分别是0.004，0.016，0.087，-0.084，平均为0.006。蕨、白茅的平均效应系数是0.042，0.213，平均为0.128。说明草本的促进效应大于灌木。灌木中又以火棘最大、竹叶椒最小。草本中白茅大于蕨。

灌木和草本对受体化感影响的分析只是揭示了每种植物对受体的化感影响。然而，自然界植物都是生长在群落中，群落常是多种植物组成。森林中乔木、灌木、草本在不同层次共

存、各种植物的不同器官(叶、枝、根)凋落后混合在一块，共同作用于乔木树种。且淋洗、残体分解和根系分泌又是化感物质传播的主要途径，因此，研究枯落物和表层土壤浸提液对受体树种的化感影响显得尤为重要，也更接近自然情况。

实验结果表明，枯落物和表层土壤不同浓度浸提液的54个处理中，效应极显著的只有2个、占3.7%，效应显著的有5个，占总数的9.3%，其比例远较灌木、草本低，其余的均无统计意义的影响，占87.0%。其中，枯落物和表层土壤对受体种子发芽率的影响在较高浓度处理时，只有枯落物对刺槐有明显抑制作用，其余的均不明显。低浓度的促进作用只有表层土壤对梓树明显，其余均不明显。对受体胚根长的影响主要表现为促进效应，也只有枯落物对梓树有明显作用,其余均不明显。对受体胚轴长的影响主要是抑制效应，只有枯落物对梓树，表层土壤对刺槐有明显抑制作用，其余都不明显。由此可以得出结论，枯落物和表层土壤水浸液对受体种子发芽的化感作用极其微弱。尤其是表层土壤，即使在0.025g/mL的高浓度水浸液处理时还表现促进效应。

总体上看，灌木类、草本类、枯落物和表层土壤的抑制效应顺序是灌木类 ＞草本类 ＞枯落物 ＞表层土壤，显示供体化感作用的多变性或多样性。这种现象有明显的生态意义，即植物间的化感抑制作用通过枯落物及表层土壤得到缓解，促使生化相克的植物可能在同一生境中共存。究其原因，可能是枯落物是由多种树木和草本的凋落物组成，各种植物产生的不同化感物质发生相互作用，再加上微生物的转化和分解，使化感物质发生了质的改变和量的减少，从而大大减弱化感抑制程度。表层土壤在枯落物层下，直接接受来自枯落物的混合淋洗液，在土壤中，除加入微生物作用外还有土壤酶的作用和土壤胶粒的吸附作用，他们将化感物质吸附在土体内，一部分化感物质将随着土壤水分下渗而流失，因而表层土壤水浸液表现出最弱的化感作用。

2.3 化感作用与温度

前已述及化感作用的效应系数受供体水浸液浓度的影响,然而这种效应是否受到环境温度的影响,环境温度与浸提液浓度是否存在交互作用,为探索这些问题本研究做了以下试验。以月月青、蕨、白茅叶三种浓度(0.0001g/mL,0.004g/mL,0.025g/mL)水浸液在三个温度(22℃,28℃,32℃)下对受体树种刺槐、梓树、侧柏的化感作用做了生物测定,方差分析(表4)表明,浓度作用全部极显著,温度的作用极大多数情况下极显著,少数显著,二者交互作用多数情况下极显著,少数显著、个别不显著,就三种因素对受体影响的显著程度而言有几种情况。一是三种作用都是极显著的共有10处理组合,占总数的42%。二是温度、浓度影响极显著,交互作用显著的有7个处理组合,占总数的29%。三是浓度、交互作用极显著,温度作用显著的有4个处理组合,占总数的17%。四是浓度、温度作用极显著,交互作用不显著的有3个处理组合,占总数的12%。就其显著程度的大小而言,*F*值表明,绝大多数情况是交互作用的*F*值远小于浓度和温度的*F*值,多数情况下浓度的*F*值大于温度,表明树木种子萌发时不仅受水浸液浓度不同的显著影响,而且还会受到温度及浓度、温度二者交互作用的影响,这是化感作用表现多样化的原因之一。材料还表明受体种子发芽,胚根、胚轴延伸受温度、浓度及其交互作用的影响不尽相同。发芽率受到的影响都是浓度效应大于温度效应大于二者交互效应。胚根长

受到的影响有三种情况,一是浓度>温度>二者交互作用,占50%,二是温度>浓度>二者交互作用,占总数的25%,三是浓度>二者交互作用>温度,占25%。胚轴长受到的影响有四种情况,他们分别是:浓度>温度>二者交互作用,温度>浓度>二者交互作用、浓度>二者交互作用>温度、二者交互作用>浓度>温度,比例是4:2:1:1。也说明化感影响的多样化。

表4　温度、浓度化感效应的方差分析(*F*值)

供体	误差来源	刺槐 发芽率	刺槐 胚根长	刺槐 胚轴长	梓树 发芽率	梓树 胚根长	梓树 胚轴长	侧柏 发芽率	侧柏 胚根长	侧柏 胚轴长
月月青	温度	138.71**	31.49**	12.13**	21.40**	946.50**	801.05**	282.25**	3.10*	3.10**
	浓度	452.31**	161.64**	352.16**	1012.39**	136.34**	164.04**	1816.42**	92.25**	92.25**
	温度×浓度	3.60**	3.85**	1.05	3.06**	6.77**	4.42*	47.38**	17.59**	17.59**
蕨	温度	60.63**	4.36*	4.79*	66.76**	288.2**	93.44**	171.04**	44.03**	43.29**
	浓度	129.34**	59.52**	10.60**	1640.45**	51.90**	69.78**	971.92**	146.53**	78.90**
	温度×浓度	17.04**	6.21**	11.03**	14.01**	4.70*	1.35	94.33**	14.70**	6.32**
白茅	温度				11.13**	34.64**	42.87**	151.06**	104.99**	133.70**
	浓度				1878.75**	42.58**	178.86**	923.91**	123.39**	163.56**
	温度×浓度				1.53	2.89*	3.27*	107.61**	22.43**	25.67**

不同受体受到最大化感影响的浸提液浓度与温度的配合不同。如刺槐表现出三种情况且比例相同,一是高浓度高温(32℃)时的影响最大:如蕨对胚根、胚轴伸长的影响。二是高浓度中温(28℃)时所受的化感抑制效应最大:比如月月青对胚根、胚轴伸长影响。三是高浓度低温(22℃)时所受的影响最大;如月月青、蕨对发芽率的影响。梓树与刺槐类同,但出现比例不等,高浓度高温处理影响最大,高浓度中温处理影响最大,高浓度低温处理影响最大的比例是1:3:5。侧柏的情况有所不同,绝大多数是高浓度高温处理影响最大,高浓度中温影响最大的仅出现1次。从上述分析可以看出浓度与温度共同作用时,受体所受的影响以高浓度高温度时最强烈,且供体不同浓度水浸液与不同温度的配合对不同受体不同指标的化感影响表现不同,呈现多样性。

3　结　　论

3.1　大量实验结果表明,在供体水浸液浓度0.0001g/mL到0.025g/mL范围内,受体种子发芽、胚根、胚轴伸长常表现出低促高抑的现象,表明化感作用物质的低促高抑作用是普遍现象。随浸提液浓度变化,供体*RI*的响应过程可用对数线性模型表达,据此还可导出由低促变高抑的拐点理论浓度。

3.2　受体对化感物质的响应呈现多样性,表现为不同供体,不同指标(种子发芽、胚根、胚轴伸长)的响应特征和过程均不同。如效应系数的绝对值大小不同,由负变正的拐点浓度不同,种子开始发芽和达发芽高峰时间的推迟程度不同等。

3.3　供体化感作用的多样性表现为灌木的化感作用强于草本,特别是高浓度时灌木的抑制效应强烈,低浓度时草本的促进作用明显,不同灌木草本物种的化感作用强度亦异。就构件而言,叶的化感作用大于枝。与植物相比,枯落物和表层土壤的化感作用比较弱,以表层土壤

为最弱。

3.4 化感作用不仅与供体水浸液浓度有关也与环境温度和两者的交互作用有关。绝大多数情况下交互作用的影响远小于浓度和温度的影响，多数情况下浓度的影响大于温度。化感作用效应系数最大值出现时的浓度温度配合状况呈现多变性。说明化感作用对植物并非一个单因子的作用过程，在与其他因子协同作用下，其效应系数变化多端，反映化感效应的多变性。

THE STUDY ON ALLELOPATHY OF KARST FOREST SPECIES

--THE VARIETY OF DONOR ALLELOPATHY AND RECEPTOR RESPONSIVENESS

Zhang Ping He Jixing Zhu Shouqian

(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

The experiment of water extracts from different branch and leaves of donors to seed germination, radicals and embryonic axis elongation of receptors showed that under the concentration of water extract with 0.0001g/mL to 0.025g/mL, the allelopathy coefficient presented a positive to negative value, which indicated that allelopathy had a common reaction of lower concentration for promotion but a higher concentration for inhibitory. The responsiveness of receptors to allelopathy was variable, with the different responsive features and process of index. The variance of allelopathy of receptors showed the allelopathy from shrub was stronger than that from herbs, and the allelopathy from plants was stronger than that from litters and surface soil. The allelopathy reactions of different species were different, and the allelopathy from leaves was stronger than that from the branch. Water extract concentration had an inter-reaction with the environment temperature. In most cases, the effect of water extract concentration was bigger than that of environment temperature and the inter-reaction of the both.

Key words: Allelopathy, Variability, Lower concentration for promotion but a higher concentration for inhibitory, Water extract concentration, Environment temperature

喀斯特森林树种化感作用研究

——月月青、白茅叶水浸液对女贞、喜树幼苗生长的影响

张　萍　　何纪星　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：用盆栽试验法研究了月月青、白茅叶水浸液对女贞、喜树高径生长及生物量的影响。结果表明具有较大影响，总体上看表现出供体影响和受体响应的多变，受体各指标响应过程多变，以及低促高抑的规律。幼苗不同生长时期影响程度不同，盛期大于初期和后期。对幼苗净光合速率、蒸腾强度也有低促高抑现象。

关键词：化感作用　盆栽试验　苗高　地径　生物量

传统的化感作用引证性实验研究以种子发芽及其过程作为生物测定的主要方式，为探索化感物质对幼苗生长过程的影响及表现，本研究布置了相应的实验。

1　材料与方法

以蒸馏水作为水分条件，将女贞、喜树种子进行发芽。发芽后第 5 天，将幼苗移植于珍珠岩和黄沙 1:1 混合物为基质的花钵中（花钵上口径 22cm，下口径 11cm，高 17cm），每个树种 21 钵，每个花钵内植 10 株幼苗，用完全营养液（张志良，1990）进行灌溉式栽培。1 个月后，待幼苗长势稳定，进行间苗，使每个花钵保留 4 株生长较一致的幼苗，其中 18 钵开始用月月青、白茅叶水浸液（用完全营养液稀释）灌溉栽培，水浸液的浓度为：0.00625g/mL，0.001g/mL，0.0001g/mL，每个浓度三个重复。另外 3 钵继续用完全营养液灌溉栽培，作为对照。每隔 20 天测量一次苗高、地径。在 11 月底进行苗木生物量的测定。试验期内用 CI－301PS 型光合测定仪测定幼苗净光合速率和蒸腾速率。叶绿素含量测定用 722 型分光光度计，样品叶绿素是用 80%的丙酮浸提而得。月月青、白茅浸提液的提取方法见《喀斯特森林树种化感作用实验研究结果统计分析》一文。

2 结　　果

2.1 对幼苗生长及生物量的影响

月月青、白茅叶水浸液对喜树和女贞幼苗生长影响的一年盆栽试验结果见表 1。结果表明月月青对女贞幼苗高、径生长的影响达到极显著程度。高、中浓度水浸液使苗高生长受抑，

表 1　月月青、白茅叶水浸液对女贞、喜树幼苗生长的影响

受体	供体	浓度 (g/mL)	苗高(cm)		地径(cm)		生物量(g)					
			平均	RI	平均	RI	地上部分	RI	地下部分	RI	总量	RI
女贞	月月青	0.0001	49.82**	0.213	0.471**	0.121	3.257*	0.152	2.384*	0.165	5.641*	0.157
		0.001	34.68**	-0.156	0.401	-0.045	1.966**	-0.305	2.450**	0.197	4.416	-0.094
		0.00625	26.32**	-0.359	0.307**	-0.269	1.895**	-0.330	0.988**	-0.517	2.883**	-0.408
	白茅	0.0001	55.50**	0.351	0.481**	0.145	3.353**	0.186	1.532**	-0.251	4.885**	0.002
		0.001	35.38*	-0.139	0.371**	-0.117	1.734**	-0.387	1.322**	-0.354	3.056**	-0.373
		0.00625	29.58**	-0.280	0.347**	-0.174	1.525**	-0.461	0.824**	-0.597	2.349**	-0.518
		对照	41.08		0.42		2.828		2.046		4.874	
喜树	月月青	0.0001	52.24	0.005	0.790	-0.013	12.704**	0.982	4.125**	0.218	16.829**	0.718
		0.001	47.04	-0.095	0.795**	-0.006	9.551**	0.490	3.174	-0.063	12.725**	-0.299
		0.00625	32.98**	-0.366	0.626**	-0.218	3.928**	-0.387	1.533**	-0.547	5.461**	-0.443
	白茅	0.0001	63.50**	0.221	0.721	-0.099	6.439	0.004	5.690**	0.680	12.129**	0.238
		0.001	48.72	-0.063	0.696*	-0.130	7.241*	0.129	1.944**	-0.411	9.185**	-0.063
		0.00625	32.76**	-0.370	0.491**	-0.386	3.247**	-0.494	1.167**	-0.655	4.414**	-0.549
		对照	52		0.8		6.411		3.387		9.798	

效应系数达 -0.359 和 -0.156，而在低浓度下具极显著促进作用，*RI* 为 0.213。对地径的生长在高浓度下极显著抑制，低浓度下极显著促进，中浓度下无影响。白茅对女贞高、径生长的影响一致。表现为高、中浓度下极显著或显著抑制，低浓度下极显著的促进效应。对喜树的影响有所不同，月月青叶水浸液高浓度下极显著抑制高、径生长，而中、低浓度下抑制及促进作用不显著。白茅叶水浸液在高浓度下对高、径生长有极显著抑制作用，而低浓度下对高生长有极显著促进作用，对地径无影响。就对生物量的影响而言，相对较一致。两种供体对女贞、喜树总生物量的影响表现为高浓度时极显著抑制，低浓度时的极显著促进作用。对地上、地下部分生物量的影响方面略有差异。月月青对女贞地上部分生物量的影响是高、中浓度的极显著抑制，低浓度的显著促进效应。对 地下部分生物量的影响是高浓度时极显著抑制，中、低浓度时极显著、显著促进效应。白茅对地上部分生物量的影响与月月青类同。而对地下部分的影响表现为极显著的抑制。喜树地下部分生物量的影响表现为高浓度极显著抑制，低浓度极显著促进，而对地上部分生物量的影响略有不同，低浓度月月青处理时有极显著促进作用，白茅处理时无促进作用。与种子发芽试验一样，表现出供体影响和受体响应的多变性，不同指标响应的

多变性,也表现出低促高抑的规律性。

供体水浸液对受体苗木生长过程也有影响。喜树、女贞的苗高、地径的生长过程都符合逻辑斯谛增长模型,其数学表达式为,$y = k/(1+e^{(m-rt)})$,式中 y 表示苗木的高度、地径,t 表示苗木生长天数,k 表示苗木总生长量,m 表示曲线对原点的相对位置,r 表示幼苗生长速率。不同处理条件下,模型的参数不同(见表 2),材料表明:①供体不同浓度水浸液对受体树种苗高、地径生长速率 r 的影响无规律可循,有的表现为高浓度时 r 低于对照,低浓度时高于对照,

表 2　不同水浸液处理下幼苗高、径生长过程的模型参数

受体	供体	浓度	苗高			地径		
		g/mL	m	r	k	m	r	k
女	月	0.0001	215.8316	0.0343	50.5939	37.9839	0.0231	0.4934
贞	月	0.001	93.6385	0.0305	35.4539	22.5639	0.0197	0.4402
	青	0.00625	381.9230	0.0442	26.4764	14.5279	0.0205	0.3233
	白	0.0001	182.9639	0.0351	56.3639	35.0772	0.0239	0.4976
	茅	0.001	114.9359	0.0355	36.1639	41.0730	0.0283	0.3758
		0.00625	102.5475	0.0325	30.3639	41.0056	0.0261	0.3556
		对照	475.4902	0.0418	41.2764	28.7619	0.0204	0.4668
喜	月	0.0001	44.5639	0.0321	53.7779	53.0612	0.0259	0.8139
树	月	0.001	110.4487	0.0306	48.5779	89.2531	0.0278	0.8189
	青	0.00625	65.3012	0.0276	34.5179	57.3639	0.0249	0.6576
	白	0.0001	201.9036	0.0345	64.3639	80.6698	0.0304	0.7296
	茅	0.001	158.4157	0.0345	49.4939	41.7787	0.0234	0.7375
		0.00625	63.1642	0.0292	33.5339	28.2914	0.0228	0.5149
		对照	123.1287	0.0319	53.6279	66.3087	0.0287	0.8253

注:模型为 $y = k/(1+e^{(m-rt)})$。常数意义见正文。

如喜树。有的并非完全如此,如女贞。②幼苗生长的不同时段,化感物质的影响程度不同。在生长初期根系、叶面积都较小,化感物质的影响不明显。在幼苗生长盛期,根系吸收面积和叶面积增大,化感物质的影响增大,生长后期影响又减小。在生长曲线图上表现为初期各处理间差异不大,中期差异增大,后期保持这种差异。这在女贞幼苗生长过程图中表现最为典型。③由于苗高和地径生长节律不同,苗高的处理间差异在较早时段表现,地径则在较晚时段表现。

2.2　对光合蒸腾生理过程的影响

光合作用是植物进行物质积累的主要过程,是造成植物生物量积累差异的内在重要原因之一。受体树种光合作用受供体不同浓度水浸液的影响见表 3,表中的数据是 5 次测定值的

平均值。测定结果表明受体幼苗的净光合速率随浓度变化而变化的表现与幼苗生长指标有同样的规律，即随浓度升高，幼苗的净光合速率降低，极低浓度时，处理值大于对照值，出现促进效应，这种一致性是植物之间化感作用存在和表现趋势一致及其产生原因类同的有力证据。叶绿素是植物光合作用的载体，其含量的高低对植物光合速率的高低有一定影响。受体树种叶绿素含量的浓度随供体浓度变化而变化的趋势多变。总体上看，低浓度处理时受体叶绿素a、b及总量较高浓度为高，特别女贞叶反应很典型。叶绿素含量是光合作用的重要因素之一。但影响光合速率因素颇多，如温度、水分、营养元素供应乃至有毒物质等，叶绿素含量的差异只是提供了影响受体生长的一个可能原因。

表3 月月青、白茅水浸液对女贞、喜树光合、蒸腾的影响

受体	供体	浓度	净光合速率		叶绿素含量						蒸腾速率	
		(g/mL)	平均	*RI*	叶绿素 *a*	*RI*	叶绿素 *b*	*RI*	叶绿素总量	*RI*	平均	*RI*
女贞	月月青	0.0001	5.325**	0.411	2.460**	0.299	0.691	0.156	3.151**	0.260	0.699**	0.348
		0.001	2.303	−0.266	2.252**	0.234	0.587	0.007	2.839**	0.179	0.523	0.175
		0.00625	0.995**	−0.683	2.270**	0.241	0.540	−0.074	2.810**	0.170	0.385	−0.155
	白茅	0.0001	3.443	0.089	2.530**	0.319	0.602	0.032	3.130*	0.255	0.528	0.136
		0.001	2.426	−0.226	2.052	0.160	0.532	−0.087	2.735	0.147	0.332	−0.272
		0.00625	0.775**	−0.723	2.236*	0.229	0.580	−0.005	2.691	0.133	0.247**	−0.458
		对照	3.135		1.724		0.583		2.331		3.135	
喜树	月月青	0.0001	4.124**	0.675	2.537*	0.177	0.984	−0.042	3.512	0.183	0.683*	0.119
		0.001	2.615**	0.487	2.001	−0.042	0.495*	−0.518	2.445	−0.147	0.398**	−0.339
		0.00625	1.211	−0.098	1.803	−0.137	0.469**	−0.543	2.312	−0.194	0.484**	−0.196
	白茅	0.0001	3.549**	0.622	1.831	−0.124	0.369**	−0.641	2.001	−0.302	0.842**	0.401
		0.001	2.167*	0.381	1.905	−0.088	0.473**	−0.539	2.402	−0.162	0.354**	−0.411
		0.00625	1.264	−0.058	1.803	−0.137	0.508**	−0.505	2.312	−0.194	0.468**	−0.221
		对照	1.342		2.089		1.027		2.868		0.601	

注：净光合速率的单位是 CO_2 mmol/m^2s、蒸腾速率的单位是 H_2Ommol/m^2s，叶绿素含量的单位是 mg/g。

对蒸腾强度的测定结果表明，随月月青、白茅水浸液浓度升高，女贞的蒸腾速率降低，0.0001g/mL水浸液的处理值均大于对照值，出现促进效应，与受体幼苗的苗高、地径和生物量增长随供体浓度变化而变化的规律是一致的。喜树也有同样表现。说明植物之间化感作用的存在可能与供体的化感物质影响了受体植物的蒸腾作用有关。

3 结　　论

3.1 月月青、白茅叶水浸液对女贞、喜树盆栽幼苗的高、径、地上、地下部分生物量有较大影响。总体上看也表现出供体影响和受体响应多变，受体各指标的响应过程多变和低促高抑的规律。

3.2 供体不同浓度水浸液对受体高径生长逻辑斯谛模型参数 r 的影响无规律可循。但明显看出不同时段影响程度不同，幼苗生长盛期化感作用影响较大，生长初期和后期影响较小。对苗高生长的影响早于地径生长。

3.3 不同浓度浸提液处理下的女贞、喜树幼苗净光合速率和蒸腾作用强度有明显的低促高抑现象。

THE STUDY OF ALLELOPATHY OF KARST FOREST SPECIES

—THE EFFECT OF WATER EXTRACTS FROM *ITEA ILICIFOLIA* AND *IMPERATA CYLINDRICAL* ON THE GROWTH OF *LIGUSTRUM LUCIDUM* AND *CAMPTOTHECA ACUMINATA*

Zhang Ping　He Jixing　Zhu Shouqian

(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

By using a pot experiment, the effect of water extracts from *Itea ilicifolia* and *Imperata cylindrica* on the growth and biomass of *Ligustrum lucidum* and *Camptotheca acuminata* was studied. The result showed that the effect was great, which presented the rules with a variable donor effect and receptor responsiveness, a changeable process of receptor responsive index, and lower concentration to promotion but higher concentration to inhibitory. The effect degrees were different with the growth periods of seedling, the vigorous period > the early and late growth periods. A phenomenon of lower concentration to promotion but higher concentration to inhibitory was also found on net photosynthetic rate and transpiration of seedlings.

Keywords: Allelopathy, Pot experiment, Seedling height and diameter, Biomass

应用生态和实用技术

乌江流域喀斯特区造林困难程度评价及分区*

朱守谦　何纪星　祝小科

（贵州大学林学系）

摘要：本文归纳了乌江流域喀斯特区环境的四大特点，即环境因子的利弊兼容性，水分亏缺的时空异质性，水分亏缺程度的派生性和环境改造的艰巨性，并提出了相应的利用对策。用困难程度和困难度指数评价并排序了36个县的困难程度。用系统聚类和主分量分析方法，对困难程度进行分区，共分出3个区5个亚区。$Ⅰ_1$，Ⅲ为造林最困难区，$Ⅱ_1$，$Ⅱ_2$为较困难区，$Ⅰ_2$为一般困难区。

关键词：困难度　乌江流域　喀斯特区　评价　分区

乌江流域（贵州部分）面积约66 707km^2，各种碳酸盐岩出露面积达64.81%，形成多种类型的喀斯特地貌和石灰土。与砂页岩等碎屑岩发育的常态地貌和酸性土相比，通常具有较低的立地质量和较高的造林难度，历来是长防林营造中的“硬骨头”，被称为造林困难地段。

乌江流域喀斯特区造林困难程度及其分异，宏观上决定于大范围气象条件的组合。在此背景上，微观上决定于中、小尺度的生境，微生境类型及相应的小气候的组合。前者将制约喀斯特区植被恢复，人工造林的宏观决策，而后者决定了人工造林措施的制订和造林成活率，保存率的高低。

已有的研究表明，影响乌江流域喀斯特区造林困难程度的核心因素是土壤水分及其动态平衡。确切地说，是水分亏缺造成的胁迫。围绕水分这一核心因素，在详细研究乌江流域喀斯特区的气候，地貌，土壤，植被等特征，并重点深入研究土壤水分亏缺的特征及时空变化基础上，本文对造林困难程度评定及造林困难程度分区进行了深入研究并提出了对策。

* 本文曾发表于山地农业生物学报，1998，17(3)。

1 乌江流域喀斯特区自然环境特点

1.1 环境因子的利弊兼容性

总体上看，乌江流域自然地理环境对于人工造林和防护林工程建设具有利弊兼容性。既有有利条件或明显的优越性，又有障碍因子或不同程度的低劣性乃至严酷性。他们的时空耦合又有较大的变化。这是乌江流域喀斯特区自然环境的重要特点之一。如多数地区热量充足，降水丰富，水热同季，但亦有热量欠足，降水不丰，全年不同时段都有干旱出现的地区。降水量丰富但分配不均，即使在多雨的生长季节，也常出现蒸发量大于降水量的干燥期。石灰土有机质含量高，团粒结构发育良好，自然肥力较高，但土层浅薄，有时石砾含量高，土体不连续，持水量低，易造成土壤干旱。降水充足，但土壤持水容量低，源丰而库小，特别是降水强度大时，有造成水土流失的巨大危险。地下水丰富，但埋藏较深，不能直接补给土壤。树种资源丰富，植被类型多样，但是人为干扰严重，频繁，植物群落逆向演替形成的草坡，灌丛较多，甚至有不少石漠。植被的生产潜力较高，但群落的现实生产力很低。群落类型多样，组成复杂，但抗外界干扰的能力较低，一旦被破坏，特别是连续反复破坏后，自然恢复的难度较大。利弊兼容的双重性形成明显的反差。发挥优越性，解除障碍因子的制约性，扬长避短，因势利导，是困难地段造林和植被恢复措施制订的重要一环。

1.2 水分亏缺的时空异质性

土壤水分亏缺是乌江流域喀斯特区人工造林的主要障碍因子。研究表明，土壤水分亏缺有明显的时空异质性。空间异质性表现为流域的不同部分，水热条件配合不同，同一地段，出露岩石及形成的土壤不同，植被类型不同，都导致土壤水分亏缺的程度和发生频率，出现时段不同。相同岩石，土壤及植物群落类型下，小生境类型多样，造成的水分亏缺亦不相同。从时序上看，土壤水分亏缺的发生有较大的不确定性，表现为发生的次数，持续时间，程度的随机性，与各年的降水蒸发匹配情况有关。降水频繁常使土壤干旱被解除，而使水分亏缺具临时性，持续时间长度也异。喀斯特区土壤水分亏缺的原因不是大气降水不足，而是降水与蒸发的匹配，特别是土壤持水量低。喀斯特小生境的多样性，土壤异质性高，导致水分亏缺的时空异质性的特点极为突出。这表明实施人工造林时要因地因时而异，要区别对待。

1.3 水分亏缺程度的派生性

原生性喀斯特森林生境和退化喀斯特生境特征的比较研究表明，土壤水分亏缺的程度与森林植被破坏程度息息相关。贵州南部荔波县茂兰原生性喀斯特森林区中，形成了独特的喀斯特水赋存的二元结构，即在同一含水岩组中，枯枝落叶垫积层充填的上层喀斯特裂隙孔隙水

和下层喀斯特水同时并存，他使大气降水、地表水和地下水的补给、赋存及径流条件明显改善，使他们的相互转化形成良性循环，从而一反喀斯特区干旱与洪涝交加的灾害常态(李兴中等，1987)。这种二元结构形成或者说森林滞留水形成的物质基础是枯枝落叶垫积层，而它形成的必要条件是密茂的森林和自然持续生长。一旦森林破坏，枯枝落叶垫积层消失，二元结构便不复存在，土壤干旱造成的水分亏缺便频繁发生，程度加剧。茂兰林区绝大部分被开垦的洼地都可用于种植水稻。一般而言，高位洼地的水田，几乎全部受森林滞留水的补给。在林区外，以及在黔中广大喀斯特区，原生性森林破坏殆尽，残留植被以灌草坡为多，洼地中全是旱地，景观绝然不同。上述分析说明，喀斯特区的土壤水分亏缺，特别是亏缺程度，并非原生性而具明显的派生性，是森林破坏的结果。这启示我们，保护现有植被、促进退化生态系统的恢复、重建喀斯特森林生态系统，对于改变水分亏缺状况有根本性意义。

1.4 环境改造的艰难性

人为干扰下生境的退化速度很快，程度很深，但生境的恢复和改造却极为艰难。这在各类生境中有共性，只是在喀斯特生境中更为突出。特别在退化程度较剧的，裸露岩石面积较大的石漠化地段更是如此。喀斯特植被的脆弱性，表现在受破坏后自然恢复较难，这与生境的严酷性有关。爆破整地、客土造林等高投入的人工改造环境，并不具有普遍意义。充分利用自然力，植被自然恢复与人工造林并举，合理选择树种，利用植物对环境的适应和改造能力，来加快植被恢复有重要意义。

2 困难程度评价

2.1 理论分析

根据生态学原理，植物对各生态因子、生活因子的适应和需要有一定的幅度，通常可区分出最低、最适和最高三个基点。当各生态因子的数量水平处于植物需要的最适点及其附近时，生态因子的综合与植物的需求较一致时，植物常能正常生长，各种潜势如生长潜势，抗性潜势，耐干扰潜势等能充分地表达。此时，植物不存在逆境，也不存在胁迫。当一些生态因子的量过多或过缺，造成生态因子的综合与植物需求相距甚远时，植物轻者不能正常生长，各种潜势得不到表现，重者不能忍受而死亡，完不成生活史周期。此时，植物的环境压力很大，处于逆境之中，存在很大的胁迫。

喀斯特地区人工造林的困难性的外部表现是造林成活率，保存率低，继之是生长速度缓慢。就其生态内涵来说，即在于这种生境下，一些生态因子的数量水平，时空变化，他们的综合常不是处于植物的最适状态，而是存在不同程度的胁迫，不利于造林树种的成活和保存。其中，最主要的是水分不足造成的胁迫。

喀斯特环境中，水分状况是一个不断变化的，相对不稳定的因素。决定于该环境中水分的

输入、贮存、输出量及三者的平衡。凡是影响这三个变量的要素，都可能对造林困难性做出或正或负的贡献。因此，困难程度的分析，实质上主要就是研究不同地段影响水分平衡及土体中贮水量的各要素，以及他们的时空耦合和产生的影响。困难程度的评价，就是在上述理论分析基础上，用定量方法对困难程度进行评定。

2.2 指标选择

某地段造林困难程度的数学表达式为 $DI = f(S, W, T, O)$

式中 DI 为困难度指数，S 为岩性因素，W 为水分因素，T 为温度因素，O 为干燥度因素。

表明困难程度是这些因素的综合表现。

2.2.1 岩性因素

因为不同类型碳酸盐岩所形成的地貌、微地形、土壤等特征均不相同，如坡度、土层厚度、岩石裸露率、石砾含量、水分参数等，他们影响到土体中贮水量的多寡、土地有效面积的比率等，从而对造林成活率和保存率、造林地利用的难易和时序有较大影响。已有研究表明，乌江流域喀斯特区各种碳酸盐岩可以归并为纯质灰岩、泥质灰岩、纯质白云岩、泥质白云岩 4 个岩组，他们形成的生境有各不相同的造林困难程度。基于上述，不同岩组的面积比例及碳酸盐岩总面积比例可作为岩性因素的参数。研究表明，泥质白云岩和泥质灰岩生境的造林难度较小，故困难程度评价中只用纯质灰岩、纯质白云岩和碳酸盐岩面积比例 3 个指标。

2.2.2 水分因素

它通过影响系统的水分输入及时间分配而影响各地段的土壤水分状况，选择了年降水量，春、夏、秋季最长连续无降水日数等共 4 个指标。

2.2.3 温度因素

它表征系统内水分丧失的速度，亦与水分胁迫的潜在度有关。同时也表征了植物生长的热量条件。选择了春、夏季平均最高气温，全年气温 > 30℃的日数等共 3 个指标。

2.2.4 干燥度因素

它决定于温度与水分条件的配合，表征了干燥的程度，潜在蒸发强度。基于乌江流域各县气象站蒸发观测资料不齐全故用各季水热指数代替。另外选择了春、夏、秋季平均最低相对湿度，春、夏、秋季晴天日数等共 10 个指标。上述共计 4 个指标组，20 个指标。

2.3 评价方法

本研究采用 2 种定量评价方法，即叠加法和坐标综合评定法。它们都是综合各指标的测值，对各评价单元(县)的困难度进行排序的相对评价方法。

2.3.1 叠加法

为避免因指标量纲不同造成的评价偏倚，对各指标的原始数据进行极差标准化，使标准化后的值在 0～1 之间。

$$计算公式为 \quad Xs = \frac{X_i - X_{min}}{X_{max} - X_{min}}$$

因为指标值的大小对困难程度的影响有方向性，即有的指标值越大，表征困难程度越大，如连续无降水日数。有的则反之，如年降水量。为此，凡属后者，则在极差标准化前，原始数据取倒数。累计各指标的标准化后的值 ΣXs_i 用下式求算困难度，$D = \Sigma Xs_i / n$，式中 D 为困难度，值域为 0～1，其值越大，表示困难度越大。n 为指标数。

2.3.2 坐标综合评定法

座标综合评定法是应用多维空间 E^n 多向量的理论综合评定的数学模型(顾万春，1984)。i 个样本 j 个指标构成的 E^n 维空间中样本点的坐标是指标的数值，各个点与标准点之间的欧几米德距离将表示各指标的综合评价。用它来比较一组样本中困难程度的大小是可行的。本研究以此法为基础，考虑到指标对困难程度影响的方向性，与叠加法一样对年降水量等 4 个指标的原始数据做倒数转换。为了直观地比较各样本单元的困难程度，对综合评定值 Σp_i^2 做了归一化处理。为了与习惯用法(数值越大越困难)相一致，对困难度指数取其补数。

$$计算公式为 \quad DI = 1 - \left(\frac{\sum P_i^2 - (\sum P_i^2)_{min}}{(\sum P_i^2)_{max} - (\sum P_i^2)_{min}}\right)$$

DI 为困难度指数，变化于 0～1 之间，其值越大困难程度越大。ΣP_i^2 为综合评定值。

表 1　乌江流域各县(市)喀斯特区造林困难程度困难度指数及次序

县市	困难度及序		困难度指数及序		县市	困难度及序		困难度指数及序	
	D	序	DI	序		D	序	DI	序
毕节	0.450	8	0.73	6	开阳	0.245	34	0.20	32
赫章	0.528	4	1.00	1	息烽	0.359	18	0.65	19
威宁	0.446	10	0.69	7	福泉	0.319	25	0.35	9
纳雍	0.291	29	0.27	28	贵定	0.357	19	0.38	26
大方	0.245	33	0.23	29	道真	0.447	9	0.85	15
水城	0.258	32	0.11	34	正安	0.434	11	0.87	14
织金	0.240	35	0.18	33	石阡	0.578	1	0.98	3
黔西	0.468	7	0.94	12	余庆	0.471	6	0.58	23
金沙	0.408	14	0.87	13	遵义	0.422	13	0.90	5
六枝	0.274	31	0.00	36	绥阳	0.345	23	0.63	21
清镇	0.320	24	0.45	25	湄潭	0.355	20	0.58	22
普定	0.304	27	0.30	27	凤冈	0.314	26	0.50	24
安顺	0.301	28	0.22	30	思南	0.533	3	0.99	11
平坝	0.278	30	0.21	31	印江	0.548	2	0.97	4
贵阳	0.431	12	0.81	16	松桃	0.382	17	0.32	10
瓮安	0.350	22	0.52	8	沿河	0.516	5	0.98	2
龙里	0.408	15	0.64	20	德江	0.405	16	0.73	17
修文	0.237	36	0.09	35	务川	0.351	21	0.68	18

2.4 评定结果

乌江流域36个县用2种方法评定结果见表1。两种方法评定的结果有高度的相似性，尽管他们的排序不完全一致。表明这种评定结果有相当的可靠性和可信度。归类结果表明，赫章、思南、沿河、石阡、印江、毕节等县是全流域困难度最大的县，大方、开阳、织金、水城、修文、六枝等县是困难度相对最小的县，其余县介于两者之间。分别气象指标和岩性指标计算各县的困难度和困难度指数，可以分别显示由该两组因素造成的困难度。他们并不表现为一致的同步。

3 困难程度分区

3.1 思路

在研究乌江流域喀斯特区环境特征，特别是以人工造林障碍因子水分为核心，用系统的水分输入，贮存和输出的动态平衡观，土壤贮水量为中心，选择影响其变化的因子，以县为单元，用多元分析方法对全流域喀斯特区造林困难程度进行分区，为利用时序、制订对策等宏观决策提供依据。

3.2 指标体系

根据上述指导思想，也考虑到指标的可采集性，共选择了29个指标。其中岩性指标，包括碳酸盐岩、纯质灰岩、泥质灰岩、纯质白云岩、泥质白云岩出露面积比例，共5个。水热指数用季均温/季降水量来表征，计有春、夏、秋、冬4季水热指数，共4个。温度指标包括年均温，≥10℃积温，日最高气温>30℃的日数，春、夏季平均最高气温共5个。降水指标包括年降水量，春、夏、秋、冬季降水量比例，春、夏、秋季最长连续无降水日数，共8个。湿度及日照指标，包括春、夏、秋季平均最低相对湿度，全年日照时数，春、夏、秋季晴天日数，共7个。

3.3 方法与结果

采用类平均法系统聚类和主分量分析，两种分类结果有较高的一致性，考虑到地域的连续性，综合两种分类结果并进行适当调整，全流域共区分成3个区5个亚区。流域面积较小的县，依其地理位置并入相应的分区。各区包括的县如下。

I_1 威宁，赫章，毕节。

I_2 水城，六枝，普定，安顺，纳雍，织金，大方。

II_1 清镇，黔西，平坝，修文，息烽，开阳，瓮安，福泉，贵阳，龙里，金沙，贵定。

$Ⅱ_2$　凤冈，遵义，绥阳、湄潭、余庆。

Ⅲ　道真，正安，思南，印江、德江，务川，石阡，沿河，松桃。

表 2　乌江流域各分区综合特征及困难度

区号		$Ⅰ_1$	$Ⅰ_2$	$Ⅱ_1$	$Ⅱ_2$	Ⅲ
面积(km^2)		5368.05	11867.77	17635.50	12379.09	18609.06
石灰岩面积比例(%)		53.61	70.66	75.03	72.83	58.24
其中:纯灰岩面积(%)		35.34	28.21	24.61	13.58	15.18
纯白云岩面积(%)		4.33	5.32	35.50	37.29	29.11
水热指数	冬	0.120±0.052	0.08±0.028	0.077±0.019	0.083±0.016	0.098±0.091
	春	0.074±0.008	0.053±0.01	0.045±0.007	0.046±0.002	0.045±0.005
	夏	0.039±0.005	0.032±0.005	0.044±0.005	0.051±0.003	0.055±0.004
	秋	0.061±0.011	0.051±0.007	0.059±0.006	0.062±0.006	0.063±0.009
温度	年均温(℃)	12.2±1.25	13.71±1.02	14.20±0.71	15.2±0.66	16.4±0.66
	≥10℃积温(℃日)	3417±608	4042±375	4277±254	4718±241	5164±247
	>30℃天数(天)	11.3±8.45	7.9±3.95	22.0±12.93	58.6±10.99	80.1±11.55
	春季平均最高(℃)	19.5±0.97	19.7±1.09	19.7±0.92	20.1±0.78	21.1±0.69
	夏季平均最高(℃)	24.5±2.24	25.6±0.79	27.0±0.89	29.0±0.84	30.9±0.78
降水	年降水量(mm)	919.7±46.4	1298.2±169.	1164.1±80.9	1140.7±68.7	1177.9±97.4
	春(%)	19.39±1.76	22.72±1.66	28.25±2.07	28.79±1.31	30.80±1.67
	夏(%)	54.03±1.56	50.15±1.95	44.23±2.27	41.92±1.04	39.75±1.25
	秋(%)	22.81±1.18	22.14±1.42	21.68±1.37	23.53±1.26	23.62±1.65
	冬(%)	3.86±1.00	4.93±0.91	5.39±1.78	5.87±0.48	5.83±0.97
	最长连续无降水天数 春	43±6.53	36±6.69	34±5.75	33±3.31	37±6.85
	夏	31.7±3.40	35±5.69	44±6.95	50±13.89	49±7.21
	秋	40.3±2.25	41±3.74	46±4.60	49±3.43	51±3.97
最低相对湿度%	春	3.6±1.98	9.7±3.12	15.1±2.72	17.0±3.44	18.2±2.35
	夏	17.8±1.74	23.3±4.21	26.4±4.17	26.3±3.11	24.1±2.86
	秋	13.3±3.35	17.5±3.48	20.0±3.54	22.4±2.34	21.1±4.54
困难度	*D*	0.475	0.273	0.348	0.381	0.466
困难度指数	*DI*	0.81	0.187	0.51	0.64	0.82

注：表内数据为平均数±标准差。

各分区的综合特征及困难度见表 2。表列材料表明，$Ⅰ_1$ 出露岩石以纯质灰岩为多，其余岩组皆少。气候特征为低积温，低降水，高干燥度，降水集中在夏季，冬春占 23.25%，春旱严重，频繁，所属赫章、毕节、威宁的困难度名列流域前茅。$Ⅰ_2$ 出露岩石除白云岩稍少外，其余纯质灰岩、泥质灰岩、泥质白云岩比例较均匀。气候特点是较低积温，高降水，低干燥度，降水集中在夏季的程度较 $Ⅰ_1$ 略轻，冬春降水比例稍高。$Ⅱ_1$ 出露岩石以纯质灰岩和纯质白云岩为多，泥质灰岩和泥质白云岩少。气候特点是中积温，中降水，低干燥度，降水集中在夏季的程度不明显，冬春降水占 33.64%。$Ⅱ_2$ 出露岩石以纯质白云岩为多，泥灰岩和纯质灰岩次之，泥质

白云岩少。气候特点是中高积温，中降水，中干燥度，降水季节分配相对均匀，冬春降水占34.66%。Ⅲ出露岩石同$Ⅱ_2$，但纯质白云岩不及$Ⅱ_2$多。气候特征是高积温，中降水，中高干燥度，降水季节分配相对均匀，冬春降水比例高，伏旱较频繁。

从困难程度看，是Ⅲ，$Ⅰ_1 > Ⅱ_2$，$Ⅱ_1 > Ⅰ_2$，即Ⅲ，$Ⅰ_1$为最困难区，$Ⅱ_2Ⅱ_1$为中等困难区，$Ⅰ_2$为一般困难区。可以看出，2个最困难区Ⅲ是相对较高积温引起的干旱，$Ⅰ_1$是相对较低降水引起的干旱。一般困难区不少都是流域内的多雨中心如上游三岔河流域、或海拔较高处如大方、纳雍。

4 结 论

4.1 乌江流域喀斯特区的环境特点宏观上看有：环境因子的利弊兼容性，水分亏缺的时空异质性，水分亏缺产生和严重程度的派生性和环境改造的艰难性。据此应采取的相应对策是：扬长避短，因势利导，正确选择造林树种、季节及其他措施，保护好现有植被，加快恢复森林植被，充分利用自然力，利用植物对环境的适应和改造力，人工造林与植被自然恢复并举。

4.2 用困难度和困难度指数定量评价了乌江流域各县喀斯特区造林的困难程度，结果较一致。赫章、思南、沿河、石阡、印江、毕节等县是困难度最大的县。大方、开阳、织金、水城、修文、六枝等县是相对困难度最小的县，其余县介于两者之间。

4.3 用多元分析方法对全流域喀斯特区困难程度进行分区，共分出3个区5个亚区。其中Ⅲ和$Ⅰ_1$为最困难区，$Ⅱ_1$和$Ⅱ_2$为中等困难区，$Ⅰ_2$为一般困难区。各区形成困难程度的主导因子和配合情况不同。

AN EVALUATION AND DIVIDING AREA ON DEGREE OF PLANTING DIFFICULTY IN KARST REGION OF WUJIANG WATERSHED

Zhu Shouqian　He Jixing　Zhu Xiao ke

(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

This paper sum up four characters of Karst environment in Wujiang watershed. Those are as follows: advantage and disadvantage coexistence of environment factors, temporal-spatial heterogeneity of water deficit, derivation of water deficit degree, difficulty to reconstruct environment, and correlative utilization strategy is also proposed in this paper. The planting difficult degree of 36 counties were ordered and evaluated using the difficult degree and index of difficult degree. Systematic clustering method and PCA are used to divide area. 36 counties are divided into 5 areas. I_1, Ⅲ area are the most difficult region, II_1, II_2 area are more difficult region and I_2 area is difficult region.

Key words: Degree of planting difficulty, Wujiang watershed, Karst region, Evaluation, Dividing area

乌江流域岩溶山地造林困难地段立地分类与评价研究

高华端　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：本文根据流域野外调查资料，在立地因子分析及岩组分类的基础上，按一定的分类原则，以反映立地困难程度为宗旨，定性与定量相结合，将乌江流域岩溶宜林石质山地造林困难地段分为16个立地类型组，64个立地类型。这些类型组和类型不仅体现了各属性地块间的类型差异，也体现出其造林困难程度的不同。同时，采用定性与定量相结合的方法，对立地的质量进行了评价。根据大量野外调查资料，针对立地的造林困难程度，用二次立地诊断法分别就单因子、立地类型组和立地类型做出分析评价，确定出各立地类型的造林困难程度等级。评价依据充分，有较强的科学性，经野外检验符合实际，可为植被恢复与造林技术研究服务。为岩溶宜林石质山地造林的宏观规划及造林技术研究提供了依据。

关键词：**乌江流域　岩溶宜林石质山地　立地分类　立地质量评价**

在"七五"期间，立地分类与评价技术的研究已得到深入展开，从用材林的立地分类与评价到防护林体系立地分类与评价均有一定研究深度，以地域分异规律为指导，按地质地貌方法进行分类与评价，基本上确定了立地分类与评价理论体系的轮廓。乌江流域显著的自然地理特点是广布的碳酸盐岩石及相应的岩溶地貌，地质地貌复杂，立地类型多样。本研究的目的在于揭示流域内碳酸盐岩区自然地理属性的空间分异规律，建立立地分类系统和评价标准，指导流域规划、土地利用、植被恢复与造林技术选择。

1　研究方法及步骤

针对岩溶宜林石质山地地质地貌的特殊性，调查收集气候、地质地貌、土壤、岩性、植被等

自然因子。布置典型土壤剖面调查点,记录相关立地因子,野外实测土壤自然剖面的层次结构、土体连续性,室内测定土壤质地及各种物理性质如容重、自然含水量、最大持水量及排水率等。调查试验区内各类型上造林试验样地。根据对各种立地因子的分析结果(见《乌江流域岩溶山地立地因子分析》),地质条件中岩性、地貌中的坡度等级、反映土体分布连续性的基岩裸露率等级为岩溶宜林石质山地的立地分类主导因子。建立分类体系,编制流域 1:200000 碳酸盐岩岩组图及修文县长冲试验区 1:2500 立地系列图(岩组图、坡度图、土体连续性图、立地类型组图、立地类型图等)及立地类型评价体系表。

2 立地分类系统

2.1 乌江流域岩溶宜林石质山地立地分类的特殊性

乌江流域气候条件温和,雨量充沛,碳酸盐岩石岩溶化程度高,碳酸盐岩石分布区即为岩溶区。与非碳酸盐岩形成的常态地貌不同,岩溶地区地形复杂,地貌类型多样,地面完整性差,空间分异明显。流域内碳酸盐岩区主要存在峰丛、峰林、孤峰、溶蚀谷地、洼地、漏斗、坡立谷、溶沟、溶槽、石芽等地形,从宏观到微观的地形组合有峰丛 - 洼地、峰丛 - 谷地、峰林 - 洼地、石牙 - 溶沟等。这些地貌类型与地下岩溶地貌(竖井、落水洞、地下暗河等)组成岩溶地貌系统。在侵蚀与溶蚀的共同作用下,岩溶地区以地表及地下流水的方式进行物质循环,循环体系独特。由于碳酸盐岩石的碎性,构造裂隙发育,地表水极易在短时间内转换成深层地下岩溶水,地表水、浅层潜水、土壤水的滞流时间短。岩石风化溶解后形成的不溶残渣(土壤)在地表产生一定距离的位移,形成易地沉积,大量土壤富积于低洼的溶蚀谷地、溶蚀盆地、洼地等处,岩溶正地形上土壤残留量少,基岩裸露率高,土层浅薄零星。从而形成与非碳酸盐岩石区截然不同的立地空间分异特点。由于常态地貌上岩石 - 地貌 - 土壤系统与地表流水的侵蚀存在必然的联系,在一定的地形部位有相应的土壤特征,应用地质地貌方法进行立地分类十分准确、客观,较能体现立地的本质属性,岩性 - 坡度(坡位) - 土层 - 植被分类系统到了相当完善的程度。然而,在碳酸盐岩区,由于地形地貌、土壤形成过程特殊,不能采用常态地貌的地质地貌分类系统,而有其自身的地质地貌分类系统。岩溶山地土壤性质及土体分布状况与造林及植被恢复的关系最为直接和密切,土壤分布特征本质上反映了立地的特征。据流域内自然土壤剖面调查资料,碳酸盐岩区土壤的性状受地貌类型的影响不大,土壤质地、物理性质均不受地形部位、坡性、坡形及坡向的影响,更为特别的是,也不受坡度等级的影响(见《乌江流域岩溶山地立地因子分析》)。由此可见,与非碳酸盐岩相比,岩溶宜林石质山地需要一个新的地貌主导因子来体现立地的特殊空间分异规律。从大量野外调查结果显示,岩石内部分异影响土层厚度、土壤石砾含量、地表基岩裸露率,在较高层次上控制了立地宏观分异规律,把碳酸盐岩石分为纯灰岩岩组、泥灰岩岩组、纯白云岩岩组和泥质白云岩岩组较客观地反映了岩性条件对立地类型的决定作用;其次,尽管坡度等级差异对土壤性状的影响不明显,但与土体连续性有较高的相关关系,在一定程度上也决定着岩溶地貌的类型,坡度等级是岩溶地区立地类型组的主导因子;

在类型等级的划分中，基岩裸露率是主导因子，它控制着土体连续性等级，与造林困难程度（造林可行性、造林施工难度、林木成活生长情况）息息相关，这是常态地貌造林所没有的特征。

在分类等级上，岩溶地区立地分类的等级层次要深得多。非碳酸盐岩区相同的地形部位及土层厚度确定了立地类型，同一性很高，进一步细分对造林没有意义，而岩溶宜林石质山地上由于在立地类型等级下还存在影响造林困难程度的各种微地貌和小生境如构造裂隙、溶沟、溶隙、石面、层间裂隙等，相同岩性、相同地形部位、同一坡度等级且土体连续性相同的立地内部的分异性仍很明显，对造林技术的要求仍有差异。碳酸盐岩区立地类型不能体现出微地貌及小生境的属性，要求岩溶宜林石质山地的立地分类系统在低级层次上把它们反映出来。

综上所述，与常态地貌相比，岩溶山地造林与植被恢复技术研究的立地分类有以下几点特殊性：① 分类的基本原则是要真实科学地反映立地的造林困难程度及植被自然恢复可能性的差异，着眼于地块生态系统恢复能力而不仅是立地的生产；②由于特殊的地貌条件，岩溶山地立地分类系统的逐级控制性较常态地貌为差，各级主导因子对立地质量的各种特征值的控制趋向性不强，规律性欠佳，主导因子的筛选原则与常态地貌有差异；③ 高级、宏观的立地类型共性极强，生态特性单一，而低级、局部的立地类型异质性高，立地质量差异较大；④岩石性质控制立地类型小区，岩组类型的划分要反映立地的岩溶化程度及岩石生态性能的差异。

2.2 立地分类原则和依据

为了体现碳酸盐岩区立地的固有特性，反映造林困难程度的地域分异规律，为造林技术研究及造林施工服务，岩溶宜林石质山地立地分类应遵循以下原则：

理论性与实用性相结合的原则；

综合因子上的主导因子原则；

多级序逐级控制原则；

稳定性、统一性及全覆盖原则；

与分类等级相对应的分类依据为：气候条件、大地貌类型；岩组（纯灰岩岩组、纯白云岩岩组、泥灰岩岩组、泥质白云岩岩组）；坡度等级（缓坡 0°～15°，斜坡 15°～25°，陡坡 25°～35°，急坡大于 35°）；土体连续性（连续土：基岩裸露率小于 30%，半连续土：基岩裸露率为 30%～50%，零星土：基岩裸露率为 50%～80%，岩漠：基岩裸露率大于 80%）。

2.3 立地分类等级及分类结果

2.3.1 分类等级系统

按上述分类原则和依据，乌江流域岩溶宜林石质山地立地的分类等级系统如下：

立地区（亚区）	按气候条件与大地貌划分
立地类型区（立地类型亚区）	按中地貌及海拔划分
立地类型小区	按岩组类型划分
立地类型组	按坡度等级划分

立地类型　　　　　　　　　　　　按土体连续性(基岩裸露率)划分
微地貌类型　　　　　　　　　　　按小生境类型划分

2.3.2　岩溶宜林石质山地立地分类结果

根据立地分类的等级系统及各级分类依据,针对植被恢复与造林困难程度,得出下面乌江流域岩溶宜林石质山地立地分类体系表:

表 1　乌江流域(贵州部分)岩溶宜林石质山地立地分类体系表(Ⅰ)

立地区地理位置,气候,大地貌	立地亚区中地貌组合	立地类型区中地貌及海拔	立地类型小区岩组性质	
乌江上段温凉高原、中山立地区	威宁、纳雍高原高中山立地亚区	高中山(1800~3500m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
		中中山(1300~1800m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
		低中山(1000~1300m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
	毕节、六盘水中中山立地亚区	高中山(1800~3500m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
		中中山(1300~1800m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
		低中山(1000~1300m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
		低山(500~1000m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
乌江中段温和岩溶山原丘陵立地区		中中山(1300~1800m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
		低中山(1000~1300m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
		低山(500~1000m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
乌江下段温暖岩溶低中山,低山立地区	黔东北岩溶山原中山峡谷低山立地亚区	高中山(1800~3500m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
		中中山(1300~1800m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组
		低中山(1000~1300m)	Ⅰ 纯灰岩岩组 Ⅱ 泥灰岩岩组	Ⅲ 纯白云岩岩组 Ⅳ 泥质白云岩岩组

表 2　乌江流域(贵州部分)岩溶宜林石质山地立地分类体系表(Ⅱ)

立地类型小区 岩组性质	立地类型组 坡度等级	立地类型 土体连续性(基岩裸露率)	微地貌 小生境类型
纯灰岩岩组	缓坡 (<15°) 1	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	石面 构造裂隙 层间裂隙 溶穴 溶沟 溶槽
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	斜坡 (15°~25°) 2	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	陡坡 (25°~35°) 3	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	急坡 (>35°) 4	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
泥灰岩岩组	缓坡 (<15°) 1	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	斜坡 (15°~25°) 2	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	陡坡 (25°~35°) 3	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上

续表

	急坡(>35°)4	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
泥灰岩岩组	缓坡(<15°)1	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	斜坡(15°~25°)2	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	陡坡(25~35°)3	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	急坡(>35°)4	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
泥质白云岩岩组	缓坡(<15°)1	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	斜坡(15°~25°)2	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	陡坡(25°~35°)3	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上
	急坡(>35°)4	1. 连续土体(基岩裸露率小于30%)	同上
		2. 半连续土体(基岩裸露率30%~50%)	同上
		3. 零星土体(基岩裸露率50%~80%)	同上
		4. 岩漠(基岩裸露率大于80%)	同上

3 岩溶山地立地质量评价

为了满足造林规划设计及植被恢复技术研究的需要,合理利用土地资源,必须深入研究立

地在造林方面的质量等级差异，对每一立地类型做出造林困难程度方面的评价。由于缺乏长期观测资料，碳酸盐岩区林业研究较少，立地的质量体现因子不多，无明显实用的反应值，目前要做到完全的定量评价是不可能的。只有按定性为基础，定性与定量相结合的原则评价出各立地因子、立地类型组及立地类型在造林方面的质量等级，以碳酸盐岩区为独立研究系统，根据野外调查经验及应用检验结果，将各立地类型的造林困难程度评价落实到等级差异上来。

目前立地评价的方法很多，但其原理都是体现各立地因子在系统中的效应及综合作用下各因子的权重，以相对质量的形式反映出来。乌江流域岩溶宜林石质山地，立地评价的技术关键在岩组、坡度等级及土体连续性对造林困难程度影响的定性研究的准确性及立地困难等级的划分标准。

在“七五”研究的基础上，以土壤系统指标为特征量的二次立地诊断方法，评价立地的造林困难程度，方法简便、实用、客观，能较真实地体现各立地类型的质量差异。

3.1 评价方法概述

二次立地诊断法既考虑到立地单因子的作用，又考虑到各因子在立地系统中效应的差异，所以较为客观和科学，能真实反映立地属性。二次立地诊断法首先对主导因子作相同权重下的评判，按实地调查资料、专业知识和经验赋予各立地主导因子不同的等差的造林困难程度指数。所有因子指数的和即为立地类型造林困难程度的第一次诊断结果。然而，各因子在立地系统中对造林困难程度的影响力不同，为了反映这一客观事实，必须做第二次立地诊断，即评价各因子的权重指数。利用第一、第二次诊断指数的和综合反映立地类型间的质量差异，准确性较高。这些指数只能说明立地质量的相对差异，要把指数转化为造林困难程度评价等级，还要根据野外工作经验、野外调查结果提出明显的指示立地，将各立地类型按评价指数进行归类，最终得出各立地类型造林困难程度的所属等级，指导植被恢复与造林技术的研究。

3.2 单因子评判

岩溶宜林石质山地，控制立地造林困难程度的主导因子有岩性、坡度等级、土体连续性等，他们对立地的制约层次不同，影响范围不一（见乌江流域岩溶宜林石质山地立地因子分析）。立地类型组主要受岩组性质、地形坡度等级的控制，而立地类型受岩石性质、地形坡度等级及土体连续性的控制。立地单因子的造林困难程度评价是孤立于立地体系之外的因子属性评价，但又是立地质量评价不可缺少的一步。

3.2.1 岩组

尽管岩溶宜林石质山地的岩石类型较单一，但其内部的分异对立地造林困难程度的影响仍很明显。同属碳酸盐岩石但由于形成时代、矿物组成、结构构造的差异，碳酸盐岩的种类仍很多，根据岩石生态特征的分析研究，针对立地的造林困难程度将碳酸盐岩石划分为纯灰岩岩组、泥灰岩岩组、纯白云岩岩组及泥质白云岩组四类（见乌江流域岩溶宜林石质山地地质地貌

及土壤特征研究),他们不论在岩溶化程度、地形地貌、水文地质条件还是成土性能方面都有很大差异。

纯灰岩岩组以纯化学溶解方式进行风化,岩溶化程度高。由于岩石所含泥质、砂质极少,风化形式特殊,故成土速度慢,成土量小。岩溶地形粗糙不平,犬牙交错。纯灰岩区土壤分布零星,但由于土壤多沉积于地势较低处,在溶沟、溶槽等微地形中土层深厚,土壤多为异地沉积,与母岩成突变型接触。水分循环条件较差,地表水、土壤水、地下水间的循环转换困难。在土壤粒级的分配方面,黏粒含量高、石砾含量较低、容重较大、毛管孔隙度高而非毛管孔隙度低、最大持水量较小(表3)。土壤更新能力差,立地抗临时性干旱能力较弱,是碳酸盐岩石中立地质量较差岩组。

表3　碳酸盐岩石发育的土壤主要物理性质

指标(%)	岩组			
	纯灰岩岩组	泥灰岩岩组	纯白云岩岩组	泥质白云岩岩组
砂粒	18.69	10.22	22.95	14.37
粉砂粒	46.94	48.88	49.74	50.30
黏粒	34.36	40.90	27.31	35.33
非毛管孔隙度	2.5~9	3~9	3~10	3~13
毛管孔隙度	40~55	35~55	35~45	35~53
最大持水量	35~60	30~50	30~50	36~60
土壤排水率	10~17	10~17	13~19	12~23

泥灰岩岩组的成分、结构及构造与纯灰岩岩组都有着较大的差异,该岩组的地表完整性、成土性能均比纯灰岩岩组好(表3)。在成土时,岩石的风化以物理风化和化学风化同时进行,土壤结构、土壤层次及分布良好,更新速度快,立地质量较好,目前在流域内大部分泥灰岩岩组分布区被当作农用地使用。

纯白云岩岩组与泥质白云岩岩组各有自身的特点,但也有其共性。一般而言,这两类岩组风化成土时均以较强的物理风化与化学风化同时作用为其明显特征。形成土壤连续浅薄,地表岩溶化程度低,地形波状起伏。由于土壤石砾含量高,岩石半风化层厚,风化裂隙发育,地块的农用性不如林用性好。抗临时性干旱的能力较石灰岩类强。相应地,由于泥质含量较高,泥质白云岩岩组的立地质量远比纯白云岩岩组好,造林和植被恢复较容易实现。

为了能对各岩组进行综合的定量比较,将各岩组的土壤特征量做最大值标准化处理得到表4所示的结果,由于在土壤系统中,平均土层厚度的效应率为59.12%(由主成分分析而得),A层石砾含量的效应率为7.07%,但其效应是负的,即值越大,立地困难程度越高,故取负值,容重的效应率为0.40%,最大持水量的效应率为29.35%,自然含水量的效应率为3.79%,求出岩组的综合特征指数为:纯灰岩岩组0.7140,泥灰岩岩组0.7568,纯白云岩岩组0.9082,泥质白云岩岩组0.9482。

表 4　各岩组土壤特征量最大值标准化表

岩组	土层厚度	A 层石砾含量	容重	最大持水量	自然含水量
纯灰岩岩组	0.706	0.407	1.000	0.766	0.961
泥灰岩岩组	0.788	0.312	0.923	0.792	0.798
纯白云岩岩组	1.000	0.481	1.000	0.813	1.000
泥质白云岩岩组	0.922	1.000	0.869	1.000	0.873

在定性研究的基础上，根据土壤性质特征的统计、土壤形成规律及客观实际情况，四类岩组的造林困难程度有下列趋势：

纯白云岩岩组 > 纯灰岩岩组 > 泥灰岩岩组 > 泥质白云岩岩组

据上所述，按岩组间的差异程度给出各岩组的造林困难程度评价指数分别为纯白云岩岩组 14，纯灰岩岩组 16，泥灰岩岩组 18，泥质白云岩岩组 20（指数越大，造林困难程度越低，后同）。反映出各类岩组间造林困难程度的相对关系。

3.2.2　地形坡度等级

综合分析研究，岩溶宜林石质山地的地形坡度等级变化不影响土壤结构及土壤质地的组成，但由于它是地壳运动、地表剥蚀、岩溶作用的结果，影响着土体连续性、土层平均厚度、土壤石砾含量、土壤孔隙度、最大持水量等因子，对立地的造林困难程度有很大的控制作用。从表 5 的统计结果可以看出，缓坡的平均土层厚度与斜、陡、急坡间相差很大，而斜、陡、急坡间相差较小。就土体连续性而言，坡度越大，土体越不连续，特别是急坡更为明显。同时，最大持水量和自然含水量均随坡度等级的增大而增大，这主要是由于陡坡土壤结构较疏松，成熟度低，总孔隙度较大之故。由此可见，坡度等级主要影响着立地的土体连续性、平均土层厚度、A 层石砾含量，从而控制立地的造林困难程度。另一方面，从造林与植被恢复的施工可行性来看，坡度等级也有很大的影响。显然，随着坡度等级的增大，立地造林与植被恢复的困难程度也越大。同样地，与岩组评价一样，可求出表 6 所示的标准化值，并得到综合特征指数：缓坡 0.8618，斜坡 0.7975，陡坡 0.8232，急坡 0.8904。

表 5　不同坡度等级下的土壤特征统计表

坡度等级	平均基岩裸露率（%）	平均土层厚度（cm）	剖面厚度（cm）	A 层石砾含量（%）	容重（g/cm³）	最大持水量（%）	自然含水量（%）
缓坡（< 15°）	20	43.44	54.30	4.41	1.30	36.87	26.74
斜坡（15° ~ 25°）	25	36.68	48.90	8.91	1.16	36.81	29.13
陡坡（25° ~ 35°）	30	35.60	54.80	8.90	1.23	43.49	31.03
急坡（> 35°）	45	35.50	60.50	12.50	1.12	50.18	40.76

表 6　各坡度等级土壤特征量最大值标准化表

坡度等级	土层厚度	A 层石砾含量	容重	最大持水量	自然含水量
缓坡	1.0000	0.3528	1.0000	0.7348	0.6560
斜坡	0.8444	0.7152	0.8923	0.7336	0.7147
陡坡	0.8195	0.7120	0.9462	0.8667	0.7613
急坡	0.8172	1.0000	0.8615	1.0000	1.000

显然，坡度等级的综合特征指数间所反映的规律较为混乱，这主要是由于坡度等级对石砾含量的影响较大，石砾含量增大不是使立地质量提高而是使立地质量降低。为了消除这一影响，在计算综合特征指数时，石砾含量的标准化值要用(1 - 原标准化值)进行转换，这样即可得到客观的综合特征指数为：缓坡 0.8826，斜坡 0.7671，陡坡 0.7932，急坡 0.8197。可见，缓坡与其他三种坡度等级有明显差异且其余三个等级间差异不很明显，这主要是由于坡度大的地形其土壤松散，孔隙度大，最大持水量高所造成。考虑到坡度等级对基岩裸露率的影响，各级坡度等级的造林困难程度次序如下：缓坡 < 斜坡 < 陡坡 < 急坡。各坡度等级的造林困难程度评判指数分别为缓坡 20，斜坡 16，陡坡 14，急坡 12。

3.2.3　土体连续性(基岩裸露率)

地形变化复杂，小地形、小生境多样，地表基岩裸露率高，土体不连续是岩溶宜林石质山地的主要特点，这种特点直接在某种程度上反映出立地的造林困难程度差异。从前面的研究中可以看出，基岩裸露率所控制的土体连续性是其他高级立地因子的外在反映特征之一，对于立地类型，土体的连续性是最为直接醒目的因子。在岩溶宜林石质山区，土体的连续性不仅控制了造林施工的难度，影响造林技术的选择，还控制了立地的土壤容量及平均土层厚度，影响土壤系统的完整性，对造林成活率及林木的后期生长有深刻影响。根据对乌江流域岩溶宜林石质山地的土壤调查资料统计，连续土被即基岩裸露率小于 30%时，平均土层厚度大于 40cm，半连续土被(基岩裸露率 30% ~ 60%)平均土层厚度为 15 ~ 40cm，零星土被（基岩裸露率 60% ~ 80%)的平均土层厚度 0 ~ 15cm，岩漠或裸岩区(基岩裸露率大于 80%)平均土层厚度几乎为零。可见，土体连续性越低，立地的造林困难程度就越高，按等差分级的方法给其评判指数分别为连续土被 20，半连续土被 18，零星土被 16，岩漠 14。

3.3　立地类型组的评价

3.3.1　权重因子评判

立地类型组是立地类型小区的次级分异单元，主要受地形坡度的控制。立地类型组的两个主导立地因子中，岩组差异对立地质量的影响程度与坡度等级差异对立地质量的影响程度

不同。根据前面的统计结果及土壤特征量的主成分分析结果(各土壤特征量在第一第二主分量上的贡献率),把岩组与地形坡度对土壤系统的控制用一综合特征值来表示(表4、表6)。由于综合特征指数是以相同的处理方式根据不同土壤特征指标的重要性计算而得,有强的可比性,通过他们可以体现不同立地因子对土壤系统的影响能力。由计算结果可知,对岩组因子,纯灰岩岩组、泥灰岩岩组的综合特征指数与纯白云岩岩组、泥质白云岩岩组的综合特征指数有很大差异;对于坡度等级,缓坡与斜坡、陡坡、急坡间差异很大,斜、陡、急坡间较接近。这一现象说明,由于碳酸盐岩石特殊的成土方式和成土性能,复杂的岩溶地形致使坡度等级给土壤系统带来的影响比岩组类型的变化带来的影响弱,在立地类型组这一层次上岩组性质是立地的权重因子,纯灰岩岩组、纯白云岩岩组组间权重指数较接近,泥灰岩岩组与泥质白云岩岩组间权重指数较接近。根据岩组的综合特征指数,给出立地类型组的权重因子评价指数即二次诊断指数分别为纯白云岩岩组0,纯灰岩岩组0,泥灰岩岩组1。泥质白云岩岩组2。

3.3.2 立地类型组的二次诊断结果

根据单因子评判指数及权重因子评价结果,求出各立地类型组的综合评价指数如表7,其变动范围为26~42。由于纯白云岩陡坡是明显的极困难地的上界指示立地,泥质白云岩斜坡是低困难程度的下界指示立地,他们的指数分别为28和38,把综合评价指数大于等于38的立地定为低困难等级,而小于等于28的综合评价指数定为极困难等级,29~37为过渡类型,其中29~32为困难等级,33~37为一般困难程度等级(表7)。由此可见,乌江流域岩溶宜林石质山地造林困难地段立地类型组中,困难程度为低等级的3个,一般等级6个,困难等级4个,极困难等级3个。

表7 乌江流域岩溶宜林石质山地立地类型组造林困难程度评价结果表

立地类型小区	立地类型组	评价指数	困难程度等级	立地类型小区	立地类型组	评价指数	困难程度等级
纯灰岩岩组	缓坡	36	一般	纯白云岩岩组	缓坡	34	一般
	斜坡	32	困难		斜坡	30	困难
	陡坡	30	困难		陡坡	28	极困难
	急坡	28	极困难		急坡	26	极困难
泥灰岩岩组	缓坡	39	低	泥质白云岩岩组	缓坡	42	低
	斜坡	35	一般		斜坡	38	低
	陡坡	33	一般		陡坡	36	一般
	急坡	31	困难		急坡	34	一般

3.4 立地类型评价

乌江流域岩溶宜林石质山地的立地类型是由岩组条件、地形坡度等级及土壤连续状况三个立地因子控制。根据前面单因子的评价结果可以得出立地类型的第一次评价指数,由于三个立地因子对立地造林困难程度的影响不同,其权重不一样,要得到准确客观的立地质量评价结果,必须做二次立地诊断。

表 8 乌江流域岩溶宜林石质山地立地类型造林困难程度评价结果表

岩组	坡度等级	土体连续性	评价指数	困难程度等级	岩组	坡度等级	土体连续性	评价指数	困难程度等级
纯灰岩岩组	缓坡	连续土	64	低	纯白云岩岩组	缓坡	连续土	62	低
		半连续土	58	一般			半连续土	56	较困难
		零星土	52	极困难			零星土	50	极困难
		岩漠	50	极困难			岩漠	48	极困难
	斜坡	连续土	60	低		斜坡	连续土	58	一般
		半连续土	54	较困难			半连续土	52	极困难
		零星土	48	极困难			零星土	46	极困难
		岩漠	46	极困难			岩漠	44	极困难
	陡坡	连续土	58	一般		陡坡	连续土	56	较困难
		半连续土	52	极困难			半连续土	50	极困难
		零星土	46	极困难			零星土	44	极困难
		岩漠	44	极困难			岩漠	42	极困难
	急坡	连续土	56	较困难		急坡	连续土	54	较困难
		半连续土	50	极困难			半连续土	48	极困难
		零星土	44	极困难			零星土	42	极困难
		岩漠	42	极困难			岩漠	40	极困难
泥灰岩岩组	缓坡	连续土	66	低	泥质白云岩岩组	缓坡	连续土	68	低
		半连续土	60	低			半连续土	62	低
		零星土	54	较困难			零星土	56	较困难
		岩漠	52	极困难			岩漠	54	较困难
	斜坡	连续土	62	低		斜坡	连续土	64	低
		半连续土	56	较困难			半连续土	58	一般
		零星土	50	极困难			零星土	52	极困难
		岩漠	48	极困难			岩漠	50	极困难
	陡坡	连续土	60	低		陡坡	连续土	62	低
		半连续土	54	较困难			半连续土	56	较困难
		零星土	48	极困难			零星土	50	极困难
		岩漠	46	极困难			岩漠	48	极困难
	急坡	连续土	58	一般		急坡	连续土	60	低
		半连续土	52	极困难			半连续土	54	较困难
		零星土	46	极困难			零星土	48	极困难
		岩漠	44	极困难			岩漠	46	极困难

3.4.1 权重因子的评价

不论是岩性还是地形坡度等级，他们对立地的影响都主要是通过控制地表土壤特性、地表基岩裸露率来体现的，因此，在立地类型的三个立地因子中，土体连续性即基岩裸露率是最为直接的立地因子，它的差异对立地造林困难程度的影响十分明显，是立地类型的权重因子。由

于连续土被(基岩裸露率 < 30%)的立地质量与裸岩(基岩裸露率 > 80%)的立地质量处于两个极端，也由于在单因子评价中任意一个因子的两等级间指数差值最大为 8，土体连续性对立地质量的敏感性非常强，故分别给其权重评价指数为连续土被 8,半连续土被 4,零星土被 0,岩漠 0。

3.4.2 立地类型二次综合评价结果

由单因子评价结果及权重因子评价结果可以得出乌江流域岩溶宜林石质山地各立地类型造林困难程度综合评价指数结果见表 8。立地类型的困难程度评价等级划分,指示立地主要根据土体连续性及地形坡度确定,经野外调查及立地分类应用检验发现,陡急坡上发育有连续土壤的立地类型,其造林困难程度都很低,即使在纯白云岩区也如此,将泥质白云岩急坡连续土定为低困难程度等级的上界较符合实际;对于岩漠类型,不论其他立地因子如何,其造林的困难程度都是极高的,把泥质白云岩缓坡岩漠立地类型定为极困难等级的下界能体现立地的质量等级差异。其余过渡类型可按等分法划出其造林困难程度等级。从表 8 中可看出,立地类型的综合评价指数范围在 40 ~ 68 之间。由于泥质白云岩缓坡岩漠类型综合评价指数为 54,泥质白云岩急坡连续土的综合评价指数为 60,故综合评价指数 ≥60 的立地为低困难立地类型,综合评价指数 < 54 的立地为极困难立地类型; 在 54 ~ 59 之间的立地类型, 54,55,56 为较困难立地, 57,58,59 为一般困难等级立地, 详见表 8。

从评价表中可以看出造林困难程度为低等级的立地类型有 12 个,为一般等级的有 5 个,较困难等级的有 12 个, 极困难的有 35 个。他们分别占总立地类型数的 18.75%, 7.81%, 18.75%和 54.69%。一般地,零星土类型及岩漠立地类型多属极困难等级,连续土类型立地多属低困难等级;在纯白云岩及纯灰岩立地类型小区,坡度等级为斜陡急时,其半连续土类型多为极困难等级。这与野外实地调查结果较一致。

根据以上立地类型组及立地类型的造林困难程度评价结果,从立地类型的造林困难程度看,在岩溶宜林石质山区造林应选择缓斜坡上的连续土及半连续土立地类型,而其余造林困难程度较高的类型应以植被自然恢复和人工促进为主。

STUDY ON SITE CLASSIFICATION AND EVALUATION OF DIFFICULT REGIONS FOR FORESTATION ON THE KARST MOUNTAINS OF WUJIANG RIVER WATERSHED

Gao Huaduan　　Zhu Shouqian
(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

Based on the field investigation material, analysis of site factors, rock group classification and the classification principle, the paper shows that the difficult forestation area of Karst rocky mountain in Wujiang river watershed is divided into 16 site type groups and 64 site types according to qualitative and quantitative methods. These site type groups and site type not only reflect the difference among each land block type, but the difficult degree for forestation. Meanwhile, the site quality has been evaluated according to qualitative and quantitative methods. The single factor, site type group, site type and the difficult degree for forestation of each site type have been analysed and evaluated by using two – step site diagnosing method. It has enough evaluation foundation. The research results have scientific and practical value by field examination, which will serve the vegetation recovery and forestation technique research and provide the foundation to the macro-planning of Karst rocky mountains for forestation.

Key words: Wujiang river watershed, Karst rocky mountain for forestation, Site classification, Site quality evaluation

乌江流域喀斯特石质山地人工造林技术试验研究*

祝小科　朱守谦　刘济明　喻理飞　廖月清　　安黔宁　范玉蓉

（贵州大学林学系）　　　　（修文县林业局）（铜仁地区林科所）

摘要：本文通过对造林树种选择、切根苗造林、容器苗造林、苗木分级造林、生根粉和根宝溶液浸根造林的单因素试验以及不同整地方式、覆土方式、栽植时间、地面覆盖的多因素造林试验的效果进行分析，结果表明：滇柏、藏柏、柏木、女贞、刺槐等均可作为喀斯特石质山地的造林树种。采用切根苗、容器苗及壮苗造林能明显提高造林成活率，达85%以上。生根粉和根宝溶液浸根造林亦能提高造林成活率。采用不同的整地方式、覆土方式、栽植时间和地面覆盖措施的组合，对提高造林成活率、保存率和苗木生长的作用也不一致。

关键词：喀斯特石质山地　人工造林技术试验　成活率　保存率

乌江流域碳酸盐类岩石分布面积广，占流域面积的64.8%，其中白云岩、石灰岩、白云质灰岩尤为普遍。喀斯特石质山地由于岩石裸露率高，土被不连续，土层浅薄，碳酸盐类岩石渗漏性强，土壤持水量低，临时性干旱不时出现，影响人工造林和植被恢复的进程和成效，并成为人工造林的困难地段。因此，采用各种方法、措施提高喀斯特山地人工造林的效果，一直是生产上特别是长防工程建设中亟待解决的问题。本研究进行造林树种选择，切根苗、容器苗造林，生根粉等药剂处理技术措施的单因素试验及整地、覆土方式，栽植时间，地面覆盖等措施的多因素试验，旨在探索适宜喀斯特山地生境特点、合理的，可操作性强的人工造林配套技术措施，并为加速乌江流域喀斯特宜林石质山地的植被恢复提供理论和技术指导。

* 本文主要内容曾发表在《山地农业生物学报》，1999，18(3)。

1 试验区自然条件概况

试验研究在长防工程县修文和思南进行。

修文试验区位于贵州省修文县谷堡乡长冲村境内,乌江支流猫跳河右岸。属亚热带季风气候区,年均温13.6℃,≥10℃积温4097.4℃,年降雨量1235mm,分布不均,易出现干旱现象。母岩以白云质灰岩为主,岩石裸露率25%左右。土壤为发育在白云质灰岩上的黄色石灰土,土层浅薄,石砾含量高,现存植被为各种次生灌木林、藤刺灌丛及草坡,植被盖度5%~50%,主要植物种类有月月青(*Itea ilicifolia*)、圆果化香(*Platycarya longipes*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、川榛(*Corylus heterophylla*)、茅栗(*Castanea sequinii*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、木姜子(*Litsea pungens*)、女贞(*Ligustrum lucidum*)、麻栎(*Quercus accutissima*)、光皮桦(*Betula luminifera*)、白栎(*Quercus fabri*)、响叶杨(*Populus adenopoda*)等。思南试验区位于贵州省思南县合朋镇香坝乡境内,属亚热带季风气候区,年均温16.1℃,年降雨量1176mm,母岩为纯质石灰岩,岩石裸露率60%左右,土壤为黄色石灰土,厚度多在15~30cm,现存植被主要为禾草坡。

2 研究方法

2.1 造林树种选择试验

供试树种为滇柏(*Cupressus duclouxiana*)、藏柏(*Cupressus torulosa*)、柏木(*Cupressus funebris*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和女贞,20株1小区,4次重复,随机区组排列,1994年1月15日造林。

2.2 切根苗造林试验

供试树种为滇柏。1994年3月播种育苗,同年8月30日和9月30日分别进行切根,切根深度为6.0~7.0cm,约切去1/3主根长,切根后即浇足水,切根前及起苗后对苗木生长状况按常规方法进行测定。1995年3月6日起苗造林。

2.3 不同等级苗木造林试验

选用一年生滇柏苗,按高、径指标进行苗木分级,分别Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级苗进行造林,20株1小区,4次重复,随机区组排列,造林时间为1994年1月15日。

2.4 容器苗造林试验

供试树种为滇柏、藏柏、华山松、杜仲、女贞、刺槐一年生容器苗，每个树种造林面积为 $400m^2$，2 次重复，并以裸根苗造林做对照，共 20 个小区，造林时间为 1993 年 3 月。

2.5 苗木浸根造林试验

选用 1 年生滇柏壮苗为供试树种，取 ABT3 号生根粉配制成 50×10^{-6} 和 100×10^{-6} 的溶液及根宝 2 号溶液，于苗木栽植前分别在 3 种溶液中浸根 30 分钟，造林时，每种处理及对照各设置 2 块 10m × 10m 的试验样地，共设置 8 块试验样地，于 1994 年 3 月进行造林。

2.6 造林技术措施组合多因素试验

选用 1 年生滇柏、华山松壮苗为供试树种，分别采用 $L_8(2^4)$ 正交设计，即 4 个因素，每个因素两个水平的正交设计。四个因素分别是整地方式、植苗后覆土方式、栽植时间、植苗后的地面覆盖措施。各因素的两个水平分别是鱼鳞坑整地和常规整地，植苗后覆土呈“凸”型和“凹”型，栽植时间为元月 19 日（春节前）和 2 月 26 日（春节后），植苗后植苗穴表面采用地膜覆盖和枯枝落叶覆盖。根据此正交设计，每个树种各设置 8 块试验小区，小区面积为 15m × 30m，共 16 个小区。为保持各小区立地条件的一致性，所有试验小区并列设置在同一坡面上。

3 试验研究结果

3.1 造林树种选择试验结果

对 5 个树种造林后第一年的成活率及高径生长调查见表 1。

表 1 树种选择试验林生长情况 **调查时间：1994 年 11 月**

地点	树种	生境	造林时间	年龄	成活率（%）	平均高（cm）	最高（cm）	平均地径（cm）	最粗（cm）	平均年生长量 高生长（cm）	平均年生长量 径生长（cm）
合朋镇	刺槐	荒山	1994.1.	1	100.0	144.0	184.0	0.89	1.26	71.0	0.54
	女贞				100.0	126.0	177.0	0.81	1.22	52.1	0.44
	藏柏				85.0	60.6	74.0	0.62	0.85	38.6	0.37
	滇柏				85.0	52.4	65.0	0.49	0.71	32.4	0.29
	柏木				95.0	17.3	32.0	0.24	0.42	10.3	0.17
长坝乡	藏柏	农土	1992.1.	3		270.7	316.0	4.37	5.48	62.3	1.37
		荒山		3		147.7	223.0	2.34	4.32	42.3	0.70
	柏木	荒山	1992.1.	3		57.4	116.0	1.15	1.74	14.1	0.32
	滇柏	农土	1993.1.	2		124.3	197.0	1.45	2.32	52.2	0.79

由表1可看出:在相同立地条件下,造林一年后五个树种造林成活率的高低顺序是刺槐、女贞>柏木>藏柏、滇柏,苗木高、径生长量是刺槐>女贞>藏柏>滇柏>柏木。其中女贞、刺槐的造林成活率高达100%,苗木高、径生长量亦最高。说明女贞、刺槐两个阔叶树种较适宜生长在喀斯特石质山地上。滇柏、藏柏、柏木三个针叶树种的成活率也达85%以上,但其苗木高、径生长与前两者相比较小。此外,供试树种在不同立地条件下生长量不同,在土层较厚,岩石裸露率较低及林粮间作的情况下生长较好,荒山上生长略差。以上结果表明,这五个树种均可作为喀斯特宜林石质山地的主要造林树种,两种阔叶树造林成活率和当年生长量优于三种柏树,藏柏和滇柏较乡土树种柏木更优。

3.2 滇柏切根苗造林试验效果

3.2.1 切根苗的生长

表2 切根苗与对照苗生长量比较

切根时间	地径(cm)	苗高(cm)	冠幅(cm)	高径比	主根长(cm)	一级侧根条数	根幅(cm)	地上部分干重			地下部分干重			根冠比(干重)
								枝叶(g)	主干(g)	小计(g)	主根(g)	侧根(g)	小计(g)	
1994.8.30	0.22	25.30	4.85	115.00	6.14	17	6.18	0.47	0.22	0.69	0.11	0.27	0.38	0.55
1994.9.30	0.28	34.56	7.38	123.43	6.92	17	6.67	0.82	0.44	1.26	0.14	0.51	0.65	0.52
对照	0.30	35.57	7.34	118.57	17.4	11	5.33	0.78	0.43	1.21	0.19	0.15	0.34	0.28

注:表中各生长指标为样株的平均值。

由表2可看出,8月30日进行切根的滇柏苗,其地上、地下部分的各生长指标均与未切根的对照苗有较大差异,其地径、苗高、冠幅及枝叶生物量均较对照苗低。而侧根的数量、根幅、根系生物量及根冠比均较对照苗高。例如,其侧根数平均为17条、根冠比为0.55,分别是对照苗的1.55倍和1.96倍,且切根苗根系生物量中,侧根生物量占整个根系生物量的71.05%,而对照苗为44.12%。9月30日进行切根的滇柏苗,其地径、苗高、冠幅及枝叶生物量与对照苗无显著差异,但侧根数量、根幅、根系生物量及根冠比仍较对照苗高,例如其侧根条数为17条,根冠比为0.52,分别是对照苗的1.55倍和1.86倍,侧根生物量占根系生物量的78.46%。统计检验表明:8月30日切根的苗木,地径、高度和根冠比与对照苗相比有显著差异,而9月30日切根的苗木,地径、高度与对照苗无显著差异,而根冠比有极显著差异。

以上结果说明,滇柏一年生苗的切根时间,宜在9月底更好,这与滇柏苗木后期生长量较大有关,过早进行切根,虽然也改变根冠比,但高径生长及生物量皆不及对照苗。由于切断主根,诱导侧根的发育,扩大根幅和吸收面积,提高了根冠比,有利于苗木适应干旱的石灰岩山地生境,提高人工造林的效果。试验还表明:利用芽苗移栽培育容器苗时,移栽时截断主根也可收到良好的效果。

3.2.2 切根苗木含水量及造林成活率

表 3 切根苗与对照苗含水量及造林成活率测定

切根时间	地上部分含水量(%)			地下部分含水量(%)			成活率(%)
	枝叶	主干	平均	平均	主根	侧根	
1994.8.30	191.42	146.58	177.12	158.87	118.38	130.10	87.50
1994.9.30	184.59	163.57	177.25	164.08	157.93	159.25	86.09
对照苗	206.70	161.66	190.69	166.84	77.46	127.41	78.30

从表 3 可看出,切根苗体内不同部位含水量与对照苗相应部位含水量存在差异,切根苗地上部分含水量较对照苗低,而地下部分含水量较对照苗高。不同时间切根苗枝叶平均含水量分别为 177.12%和 177.25%,均较对照苗的 190.69%低。而根系平均含水量为 130.10%和 159.25%,均较对照苗的 127.41%高。切根苗根系中尤以侧根部位含水量高,两种切根苗侧根含水量分别为 118.38%和 157.93%,比对照苗的 77.46 %高出 41 和 80 个百分点。统计分析表明切根苗各部位含水量与对照苗之间差异均达极显著水平。这一结果说明:切根后苗木根冠比的变化也导致了苗木的含水状况的变化,而喀斯特石质山地人工造林的成功在很大程度上取决于苗木栽植后侧根、须根的生活力,侧根含水量高,能增强苗木适应干旱生境的能力,且侧根、须根数量多,也有利于吸收土壤中水分及矿质营养,这样就有利于苗木栽植后成活。故切根苗造林的成活率分别为 87.50%和 86.09%,均较对照苗的 78.30%要高。思南试验区也得出相同结论。

3.3 不同等级苗木造林试验效果

表 4 滇柏苗木分级造林试验结果 测定日期:1994 年 11 月

苗木等级	造林成活率(%)	苗高(cm)		地径(cm)	
		平均	最高	平均	最高
Ⅰ	92.5	53.8	72.0	0.51	0.70
Ⅱ	95.0	47.6	64.0	0.43	0.68
Ⅲ	77.5	33.5	50.0	0.32	0.69

由表 4 看出:滇柏Ⅰ、Ⅱ级苗木造林成活率比较Ⅲ级苗为高,说明壮苗对提高造林成活率的重要性。滇柏Ⅰ级苗木造林成活率较Ⅱ级苗略低,这可能是由于在水分胁迫发生较频繁的喀斯特石质山地Ⅰ级苗的枝叶量较大,蒸腾耗水量亦大,植物维持体内水分平衡的能力略低于Ⅱ级苗的缘故。这说明壮苗的标准要反映根冠比,具有发达根系的苗木才是真正的壮苗。Ⅰ,Ⅱ级苗的造林成活率及苗木高径生长均大于Ⅲ级苗,是由其抗逆境能力较强所致。以上结果表明,喀斯特石质山地进行人工造林时去掉弱苗,利用Ⅰ,Ⅱ级苗木造林,特别是培育根系发达根冠比较高的壮苗,可提高造林成活率,取得较好效果。

3.4 容器苗造林试验效果

表 5 容器苗与裸根苗造林成活率

	造林成活率(%)					
苗木	滇柏	藏柏	华山松	杜仲	女贞	刺槐
容器苗	93.1	100.0	96.7	100	100	83.8
裸根苗	73.2	77.5	73.0	78.8	—	—

由表 5 可看出:采用容器苗造林能明显提高造林成活率,滇柏、藏柏、华山松、杜仲容器苗造林成活率比裸根苗提高了 19.9,22.5,23.7 和 21.2 个百分点。且容器苗造林后当年就有较高的高、径生长(表 6),这是由于裸根苗造林苗木根系需要有一个缓和时期。试验结果说明,针对喀斯特山地困难地段的生境特点,为取得较好的人工造林效果,使用容器苗造林不失为一项好的技术措施。裸根苗造林虽成本较低、方便,但起苗过程中损伤了根系,破坏了根系和土壤的结合,若起苗与栽植相隔较久更会造成苗木成活率降低,且造林前的整地规格要求也较高。而使用容器苗造林,尽管其培育苗木的成本及运费较高,但栽植时却较方便,技术简单,用其造林,苗木的根系不发生位移,不受损伤,栽植后即能很快吸收土壤中水分、养分,可减少喀斯特石质山地土壤经常出现的临时性干旱的威胁,苗木死亡率低。容器苗造林还不受造林季节的限制,利用它来进行补植是较理想的。因此容器苗造林应进一步得到发展,适合于喀斯特山地生境特点的不同树种理想的容器制作材料及基质营养配比,系列培育技术等方面的研究也应进一步开展。

表 6 容器苗与裸根苗造林当年生长情况

树种	苗木	平均高(cm)	最高(cm)	平均地径(cm)	最粗(cm)	年平均生长量 高生长(cm)	年平均生长量 径生长(cm)
藏	容器苗	58.6	89.0	0.55	0.86	43.6	0.40
柏	裸根苗	34.3	62.0	0.36	0.75	20.3	0.24
滇	容器苗	55.4	100.0	0.63	1.14	25.4	0.36
柏	裸根苗	50.0	87.0	0.59	1.11	20.0	0.22

3.5 苗木浸根造林试验效果

滇柏二年生苗用不同浓度的生根粉和根宝溶液浸根造林试验效果见表 7。由表可看出:利用生根粉和根宝溶液浸根造林可一定程度提高造林成活率,滇柏苗木经 50×10^{-6}、100×10^{-6}生根粉和根宝 2 号溶液浸根处理后造林成活率分别为 83.3%,81.3%和 78.3%,较对照提高了 12.5,10.5 和 7.5 个百分点。从不同的促根剂看,生根粉浸根造林对提高成活率、生长量的效果较根宝溶液浸根造林好。表中还可看出,不同浓度的生根粉溶液浸根造林效果也存在

差异。生根粉 50×10^{-6}溶液浸根造林效果较 100×10^{-6}溶液浸根造林好。

表 7 不同浓度生根粉和根宝溶液浸根造林效果

处理	成活率(%)	平均地径(cm)	平均高(cm)
50×10^{-6}生根粉溶液浸根	83.3	0.27	31.0
100×10^{-6}生根粉溶液浸根	81.3	0.21	30.1
根宝 2 号溶液浸根	78.3	0.17	28.1
对照	70.8	0.18	28.7

生根粉和根宝溶液浸根后造林能取得较好效果是由于他们可以提高苗木根系的活力和再生能力，加速造林后苗木根系的恢复生长及吸收功能，增强苗木对生境的抗逆能力，所以在喀斯特山地人工造林时，苗木使用促根剂，亦是提高造林成效的措施之一。

3.6 人工造林综合措施多因素试验效果

3.6.1 滇柏人工造林综合措施试验效果

滇柏人工造林多因素正交试验结果见表 8。

表 8 滇柏造林正交试验保存率的结果分析

	A	B	C	D	
	整地方式	植苗后覆土方式	栽植时间	覆盖措施	保存率
试验样区	1. 常规整地 2. 鱼鳞坑	1. 呈"凸" 2. 呈"凹"型	1. 春节前 2. 春节后	1. 地膜 2. 枯枝落叶	%
1	2	1	1	2	88.8
2	1	1	1	1	66.9
3	1	1	2	2	73.0
4	2	1	2	1	76.8
5	1	2	2	1	82.0
6	2	2	2	2	93.4
7	2	2	1	1	82.2
8	1	2	1	2	66.7
T_1	288.60	305.50	304.60	307.90	629.08
T_2	341.20	324.30	325.20	321.90	
X_1	72.15	76.38	76.15	76.98	
X_2	85.30	81.07	81.30	80.48	
R	13.15	4.69	5.15	3.58	

备注：表中 T_1、T_2 分别代表各因素第一水平试验和第二水平试验结果的总和，X 代表各因素每个水平试验结果的平均数，R 代表各因素 2 个水平的平均数的全距。

根据表 8 和图 1 对滇柏造林试验保存率的结果进行单指标分析可直观看出：四个因素处理中，滇柏保存率最高的各因素水平的最佳组合是 $A_2B_2C_2D_2$，即鱼鳞坑整地－植苗后覆土呈"凹"型－春节后造林－枯枝落叶覆盖。在试验区中第 6 号小区即是这一组合，其保存率最高达到 93.4%。故可作为滇柏人工造林较好的技术措施组合。从试验数据的变动情况（R 值）

看,4个因素对滇柏保存率所起作用大小的主次关系是整地方式、栽植时间、覆土方式和覆盖措施,其中尤以整地方式的影响最大。喀斯特山地生境特征的研究表明人工造林措施的制定要围绕如何维持苗木的水分平衡这一核心问题。创造较好的土壤水分状况和提高苗木的吸水抗逆能力就是问题的两个方面。在坡度较大的地形条件下,整地方式一定程度上能影响土壤蓄水保土的能力(表9),进而对苗木成活有影响。

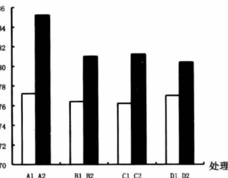


图1 滇柏保存率与各因素的关系

A_1 为常规整地,A_2 为鱼鳞坑整地,B_1 覆土凸型,B_2 覆土凹型,C_1 春节前栽植,C_2 春节后栽植,D_1 地膜覆盖,D_2 枯枝落叶覆盖

从表9可看出,不同的天气情况下,鱼鳞坑整地土壤的含水量总体上高于常规穴状整地,两者间差异在晴天时最明显,如4月8日,两者间土壤含水量的差异达3.7个百分点,阴天差异较小。常规穴状整地土壤水分丧失较鱼鳞坑整地快,如4月7日至4月8日,晴一日后,常规穴状整地土壤含水量减少了5.8个百分点,而鱼鳞坑整地土壤含水量减少4.5个百分点。可见鱼鳞坑整地的土壤蓄水保水能力高于常规穴状整地。据此在水分缺乏的喀斯特山地,尤其在坡度较大的地段,造林前宜采用鱼鳞坑整地。

表9 不同整地方式土壤含水量测定(%) 1994年

整地方式	日期及天气状况					
	3月10日晴	3月18日小雨	3月22日阴雨	4月2日阴	4月7日晴	4月8日晴
常规穴状整地	33.4	45.7	46.5	42.5	42.3	36.5
鱼鳞坑整地	35.5	45.8	46.4	43.6	44.7	40.2

植树后在植苗穴表面采取覆盖措施可减少穴内土壤水分的蒸发丧失,维持穴内土壤有较高含水量。但不同的覆盖物对其覆盖下的土壤含水量的影响不同,效果也不同(表10)。

表10 不同覆盖物对植苗穴土壤含水量的影响(%) 1994年

覆盖措施	日期及天气状况						
	3月10日 晴	3月14日 阴	3月16日 大雨后	3月20日 阴	4月5日 大雨后晴	4月6日 雨后连晴二日	4月7日 雨后连晴三日
覆盖枯枝落叶	35.5	35.8	41.7	39.3	48.8	43.0	41.3
覆盖地膜	26.0	27.5	32.5	36.4	36.1	35.0	33.4
未覆盖	17.0	24.8	30.7	28.4	42.9	34.2	28.6

表10所列材料表明,雨后土壤水分充足条件下连续晴天后,植苗穴表面覆盖枯枝落叶或地膜时穴内土壤水分含量均高于未覆盖的,例如:4月5日至4月7日,雨后连续晴三日,覆盖枯枝落叶植苗穴内的土壤含水量由48.8%降至41.3%,减少7.5个百分点。覆盖地膜植苗穴内的土壤含水量由36.1%降至33.4%,减少2.7个百分点。而未采取任何覆盖措施的植苗穴内土壤含水量由42.9%降至28.6%,减少14.3个百分点。而且除雨天外,采取覆盖措施的土壤含水量皆高于未采取覆盖措施的土壤含水量。

表10还可看出，不同的覆盖物对减少水分蒸发丧失，保持土壤较高含水量的效果也不同。无论任何天气，采用枯枝落叶覆盖，植苗穴内的土壤含水量均高于地膜覆盖的。这是由于覆盖地膜后，降雨时雨水直接进入穴内补充的水分较少，主要靠土壤水分的侧渗。而岩石裸露率高、土体不连续的喀斯特石质山地这种侧渗的数量很有限。而覆盖枯枝落叶后，降雨时，雨水可透过其覆盖渗入植苗穴土壤内，且枯枝落叶本身能吸持部分降水，经常保持土壤湿润。由于同样的原因，雨后地膜覆盖的穴内土壤含水量接近，甚至低于未覆盖的穴内。由此可见覆盖枯枝落叶对提高滇柏保存率的效果最佳。

对滇柏人工造林措施组合试验各小区苗木地径、高度的多指标综合评分法分析（罗鸣福，1984）表明，就对滇柏生长状况而言，最佳的组合是 $A_2B_1C_2D_1$。即鱼鳞坑整地－植苗后覆土呈“凸”型－春节后造林－地膜覆盖。该组合地径、苗高的综合得分最高，为19.0分，于第4号试验区出现，其平均地径、苗高为各试验区中最高，分别是0.58cm和66.0cm。四个因素对生长状况等起作用的主次关系依次为栽植时间、覆盖措施、覆土方式和整地方式。

诚然，造林保存率和苗木生长状况有一定依存关系。上述结果表明，促进滇柏生长与提高滇柏保存率的最佳组合措施不尽相同，对滇柏保存率大小的影响主要是土壤中的水分条件，而对其生长状况的影响除水分条件外还取决于温度条件、土壤条件等。例如，覆盖措施中，覆盖地膜对促进滇柏生长的效果较覆盖枯枝落叶好，而对提高保存率的效果则相反。这是由于覆盖地膜除能抑制土壤水分蒸发丧失外，还具增加土温的作用，且对植苗穴杂草生长也有明显抑制作用，故对滇柏的生长有较好的促进作用。

3.6.2 华山松人工造林措施组合试验效果

华山松人工造林措施组合试验结果表明：华山松造林保存率最高的各因素水平的最佳组合是 $A_2B_1C_2D_2$，即鱼鳞坑整地－植苗后覆土呈“凸”型－春节后造林－枯枝落叶覆盖。此组合在8个试验区中并未出现，但最接近此组合的是第4号试验区（$A_2B_1C_1D_2$），其华山松造林保存率最高，为89.9%，所以呈最佳组合的趋势是明显的。

另对华山松人工造林措施组合试验的生长状况进行多指标综合评分法分析可看出：无论从其苗木高度和地径来看，皆以第4号试验（$A_2B_1C_1D_2$）最好，综合得分值最高，为15.8分，其苗木高度为33.5cm，地径为0.91cm，此结果与其保存率的结果相一致。

4 结　论

喀斯特石质山地人工造林应围绕水分平衡来制订配套措施。苗木生长期切断主根，刺激侧根、须根生长，形成较发达根系，改变苗木根冠比，对增强苗木抗逆境能力，提高造林成效具一定作用。容器苗造林，是减轻石质山地临时性干旱威胁，提高造林质量的重要措施之一。生根粉和根宝溶液等促根剂的使用，对提高造林成活率也具一定作用。鱼鳞坑整地、枯枝落叶覆盖具保持水土、蓄水保墒作用，整地方式、覆土方式、栽植时间、覆盖措施合理组装配套使用，可取得良好的造林效果。

THE EXPERIMENT OF AFFORESTATION IN KARST ROCKY HILLS IN WUJIANG RIVER WATERSHED

Zhu Xiaoke Zhu Shouqian Liu Jiming Yu Lifei
(Forestry Department of Guizhou University)

Liao Yueqing
(Forestry bureau of Xiuwen county)

An Qianning Fan Yurong
(Research Institute of Forestry of Tongren)

Abstract

This paper deals with the single factor trial such as afforestation species selection, afforestation by root-cutting seedlings and potted seedlings, afforestation by graded seedlings, afforestation by seedling with rooted chemicals immersion, and multi-factors trial with site preparations, soil cover, planting time and land surface cover to analyze the afforestation results. The results showed that *Cupressus duclouxiana*, *Cupressus torulosa*, *Cupressus funebris*, *Ligustrum lucidum* and *Robinia pseudoacacia* could be used as afforestation species for Karst rocky hills. The survival rate of afforestation by using root-cutting seedlings, potted seedlings, and well developed seedlings reached more than 85%. The use of rooted chemicals to seedlings also could increase the survival rate of afforestation. The combination of site preparation, soil cover, planting time and land surface cover had the different effects on survival rate, maintenance rate and seedling growth.

Key words: Karst rocky hill, Afforestation experiment, Survival rate, Maintenance rate

利用自然力营造针阔混交林的初步研究*

祝小科　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：本文对喀斯特石质山地造林时，利用造林地天然更新阔叶树对生境因子和造林效果的影响进行研究。结果表明：造林地适度保留阔叶树，有利于改善土壤水分小生境，提高造林保存率。造林前后保留或侵入的阔叶树株数和盖度较大时，对针叶树生长有一定负作用。及时调整阔叶树的密度和盖度，是栽针留灌抚阔的关键，它可较快形成具良好结构的针阔混交林。

关键词：利用自然力　栽针留灌抚阔　混交林

喀斯特地区岩石裸露率高，土层浅薄，土体贮水量低，临时性干旱频繁发生，土壤水分亏缺是影响人工造林成效的主要障碍因子。多树种组成的复层混交林具有较优的涵养水源、保持水土功能，亦为众多研究所证明。针对贵州喀斯特山地特殊生境和乌江流域防护林营造的特定目的，本研究探索了造林地不全面砍山、不炼山、局部整地，适度保留造林地原有植被、利用树种天然更新能力，及时抚育保留和侵入的阔叶乔木树种，即"栽针留灌抚阔"的综合措施，提高造林保存率，形成针阔混交林的可行性及技术关键。

1　研究地概况与研究方法

研究地点位于贵州省修文县谷堡乡长冲村境内，地处北纬 24°48′，东经 106°32′，属亚热带季风气候区，年降雨量 1235mm，分布不均。母岩以白云质灰岩为主，岩石裸露率平均 30%，土壤为黄色石灰土，土层浅薄，石砾含量高，持水量低，易出现临时性干旱。现存植被为各种稀疏次生灌木林、藤刺灌丛及草坡。

在研究区内，选择整地时保留不同密度或盖度的原植被地段，设置 20m × 20m 的样地，每个样地划分成 10 个样方，调查阔叶乔、灌木生长状况，数量特征及针叶树生长情况，共做样地

* 本文曾在 1996 年全国混交林与树种间关系学术讨论会上交流并编入会议论文集。

6个,样方60个。用ST-85型自动量程照度计测定光照强度;阿斯曼通风干湿球温度计测定气温和相对湿度;地温表测定地表及20cm深处土壤温度;烘干法测定土壤含水量。

2 结果与分析

2.1 造林地植被的形成及主要特点

造林地现存植被为次生的稀疏乔、灌木林,是原生植被受多次采樵、放牧等人为反复干扰作用下形成的。主要组成树种有麻栎(*Quercus acutissima*)、白栎(*Quercus fabri*)、光皮桦(*Betula luminifera*)、响叶杨(*Populus adenopoda*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、川榛(*Corylus heterophylla*)、茅栗(*Castanea seguinii*)、月月青(*Itea ilicifolia*)、圆果化香(*Platycarya longipes*)等。其中乔木盖度30%,灌木盖度19%~50%,草本植物主要有芒草、蕨类等,盖度10%~90%。种类组成中多数具有适应性广、萌芽力强、有性及无性更新相结合和多代萌芽的特点,且分布不均。有的具一定经济价值,如麻栎、白栎是良好的薪炭用材,盐肤木是较好的经济树种,这些树种在造林整地时予以保留。

2.2 造林地保留阔叶树对生境及造林保存率的影响

喀斯特石质山地造林整地时,不全面砍山、不炼山、局部整地,保留一定数量的原乔、灌木覆盖,有利于改善土壤水分小生境。随着造林地保留阔叶树的数量和盖度的增大,其造林地光照强度、地表温度、土壤温度减小,而土壤含水量则有增加趋势(表1)。例如,保留不同乔木盖度(15%~77%)的样地,土壤平均含水量分别为19.18%和22.26%,二者相差3.08个百分点。同一样地内不同样方,保留木分布不均,使生境因子亦产生相应变化(表2),保留不同株数(10~14株/$400m^2$)和盖度(30%~80%)的样方,土壤平均含水量分别为13.59%和25.80%,二者相差达11.21个百分点。此外,同一地段植苗穴周围为不同植被覆盖,其土壤含水量差异也较大(表3),无任何灌草遮荫覆盖的植苗穴中,土壤含水量为18.3%。有草本和乔灌木遮荫的植苗穴为20.6%和23.5%,较前者提高了2.3~5.2个百分点。

表1 保留不同数量和盖度的阔叶树对生境和造林保存率的影响

样地号	乔木株数(株/$400m^2$)	盖度(%)	灌木盖度(%)	光照强度(lx)		地表温度(℃)		20cm深土壤温度(℃)		土壤含水量(%)		造林保存率%
				a	b	a	b	a	b	a	b	
01	117	43	50	28832	10110	24.25	18.30	19.94	16.62	20.93	19.26	86.7
02	71	15	29	41382	13289	25.29	19.50	21.00	18.51	20.94	19.18	82.1
03	101	53	41	22288	6145	21.46	17.24	18.36	16.23	23.54	19.87	93.3
04	146	77	19	17572	5817	18.43	16.73	17.00	16.15	28.75	22.26	93.8
05	53	20	38	32765	13152	24.45	18.77	21.13	17.01	28.46	22.09	87.8
06	15	15	48	—	—	—	—	—	—	—	—	83.1

备注: a为晴天测定平均值,b为阴天测定平均值,测定日期为1995年4月。造林树种以华山松为主,造林时

间为 1992 年 3 月。盖度为 1995 年调查数据。

表 2　同一样地内不同样方保留木对生境因子的影响

样地号	样方号	乔木株数/盖度(%)	光照强度(lx)	地表温度(℃)	20cm 深土壤温度(℃)	土壤含水率(%)
01	1	10/30	8800	20.0	17.2	13.59
	5	9/40	8030	18.6	16.0	16.59
	6	7/50	7400	18.0	17.0	20.32
	9	14/80	6090	17.0	16.0	25.80

备注:样地面积为 400m²,样方面积为 40m²,调查日期 1995 年 4 月。

表 3　不同植被覆盖情况对植苗穴生境因子的影响

覆盖情况	光照强度(lx)	土表温度(℃)	20cm 深土壤温度(℃)	土壤含水量(%)
有乔灌木覆盖	31674	32.6	20.2	23.5
有草覆盖	39525	38.1	21.8	20.6
无任何覆盖	58279	40.1	28.3	18.3

备注:各数据为 1994 年 3 月晴天测定平均值,测定时间为每日 14:00。

显然造林地适度保留乔灌木覆盖,减弱了地表光照强度,减少了蒸发,形成具相对较低土温和较高含水量的小生境,减轻了水分亏缺程度,故有利于提高造林成活率和保存率。6 个样地中,保留木数量和盖度较高的样地,其针叶树造林保存率也较高,例如 04 号样地保留木数量、盖度均最大,而 02 号则最小,前者造林保存率(93.8%),较后者(82.1%)提高了 11.7 个百分点。

2.3　保留阔叶树形成针阔混交林结构

喀斯特石质山地造林时,适当保留利用已天然更新的阔叶树,再营造针叶树,并加强造林后的封禁、抚育管理,能较快形成针阔混交林群落结构。造林后三年针阔混交林已具雏形(表 4)。上层阔叶树种有麻栎、白栎、光皮桦、响叶杨、盐肤木等,密度为 375 ~ 3650 株/hm²,高 1.2 ~ 3.2m,胸径 1.8 ~ 3.6cm,年龄 3 ~ 7 年,盖度 15% ~ 77%。下层针叶树种有华山松、滇柏、柳杉等,密度 2375 ~ 3400 株/hm²,高 0.4 ~ 0.7m,地径 0.7 ~ 1.7cm。也有一些阔叶树种是造林前、后天然下种侵入的,如光皮桦、响叶杨,也有的是伐桩上萌芽形成的,如麻栎、白栎。林内还有一定量的阔叶灌木树种,如川榛、火棘、茅栗等,高 0.5 ~ 0.9m,盖度 19% ~ 50%。造林地的封禁和抚育加速了这些阔叶树种的生长,人工造林和天然更新相结合,有性更新与无性更新相结合,加速了混交林的形成,这对于充分利用地力,改善土壤理化性质,提高林地肥力,增强林分稳定性和防护效能,皆起到良好的作用。

表4　针阔混交林组成、结构和生长状况

样地号	原有乔木树种 种数	株数(株)	盖度(%)	$D_{1.3}$(cm)	H(m)	原有灌木树种 种数	株数(株)	盖度(%)	$D_{地}$(cm)	H(m)	人工造林树种 种数	株数(株)	$D_{地}$(cm)	H(m)	平均冠幅上下×左右(m)
01	3	117	43	3.45	3.20	20	1105	50	0.67	0.79	4	95	1.05	0.62	0.45×0.45
02	5	71	15	1.28	1.81	19	675	29	0.32	0.43	3	156	1.69	0.70	0.46×0.49
03	3	101	53	3.13	3.05	14	2178	41	0.50	0.75	3	132	0.84	0.47	0.37×0.39
04	2	146	77	3.20	3.20	12	1660	19	0.45	0.54	4	136	0.69	0.38	0.29×0.29
05	1	53	20	3.61	2.91	13	884	38	0.59	0.86	4	132	1.11	0.69	0.39×0.38
06	3	15	15	3.47	1.19	12	2210	48	0.65	0.69	2	109	1.24	0.62	0.44×0.41

备注: 1.乔木树种主要有白栎、光皮桦、毛白杨、盐肤木等。

2.灌木树种主要有火棘、川榛、小果南烛、盐肤木、马桑、细叶铁仔等。

3.造林树种主要有华山松,其次为滇柏、柳杉、马尾松等,造林时间1992年3月。调查时间1995年3月。

2.4　保留阔叶树对针叶树生长的影响

造林地上保留和侵入的阔叶树对针叶幼树的生长有一定负作用,这决定于保留乔灌木的株数和盖度。由表4看出:随保留木盖度的增加,针叶幼树的高、地径生长有减小的趋势,6个样地中,2号样地乔、灌木盖度最低,分别为15%和29%,3年生针叶幼树高、地径最大,分别是0.70m和1.69cm。4号样地乔、灌木盖度最大,分别为77%和19%,针叶幼树高、径值最小,仅为0.38m和0.69cm。同一样地中不同样方,由于保留木盖度存在差异,随保留木盖度的变化对针叶幼树高径生长的影响呈现相同变化趋势(表5)。

表5　样地内不同样方保留木盖度对针叶树高径生长影响

样地-样方号	保留的乔木盖度(%)	保留的灌木盖度(%)	造林树种 $D_{地径}$(cm)	H(m)	平均冠幅上下×左右(m)
01-1	30	40	1.27	0.61	0.43×0.42
01-2	40	40	1.25	0.63	0.46×0.45
01-3	20	30	1.17	0.60	0.44×0.35
01-4	20	50	1.20	0.71	0.46×0.43
01-5	40	50	1.02	0.56	0.40×0.37
01-6	50	50	0.86	0.53	0.43×0.38
01-7	60	50	0.99	0.57	0.49×0.40
01-8	40	40	1.03	0.69	0.52×0.40
01-9	80	50	0.89	0.62	0.44×0.45
01-10	45	40	1.04	0.65	0.47×0.88

由表4、表5还可以看出,保留的乔木数量和盖度对针叶幼树高、径生长的影响较灌木大,反映出阔叶乔木对林地生境和针叶树生长所起作用大。

同一地段上,当针叶幼树(3年生)处于保留木下方全方位遮荫时,平均高、地径值最小,分

别为 0.7m 和 1.14cm，当距离保留木 2～4m 受侧方遮荫时，平均树高 0.81m、地径 1.46cm，保留木盖度达 30%～40%，针叶幼树生长状况与全光照下差异较小(表6)。同样，当针叶幼树处于保留灌木全方位遮荫时，平均树高和地径值最小，分别为 0.70m 和 1.05cm，灌木盖度达 40%～50%时，针叶幼树平均高 1.09m、地径 1.9cm 与全光照下的平均树高 1.27m、地径 2.30cm 间差异较小。这些结果说明，当保留木盖度大于 40%时，对针叶幼树高、地径生长的影响程度加剧。

表 6　乔木与灌木覆盖对针叶幼树生长的影响*

覆盖物	盖度级(%)	华山松幼树生长指标 $D_{地}$(cm)	H(m)	冠幅上下×左右(m)	备注
乔木	90～100	1.14	0.74	0.47×0.50	位于保留木下方，处于全方位遮荫
	60～70	1.46	0.81	0.61×0.63	造林幼树距保留木 2～4m，受保留木侧方遮荫
	30～40	1.87	1.02	0.66×0.68	距保留木 4m 以远，受保留木侧方遮荫较弱
	0	2.47	1.04	0.76×0.76	造林幼树无遮荫，受光充分
灌木	80～90	1.05	0.70	0.30×0.31	造林幼树处于灌木全遮盖下
	40～50	1.90	1.10	0.60×0.63	造林幼树部分方向受灌木遮荫
	0	2.30	1.27	0.67×0.76	造林幼树四周无灌木覆盖，受光充分

* 各盖度级华山松幼树生长指标为 20 株平均值，调查日期 1995.7，造林地上保留木平均胸径 3.4cm，平均高 3.2m，冠幅平均 1.9m×2.0m。

用 60 个样方保留乔木的盖度与三年生华山松树高、地径值拟合相关式为

$$D = 1.4397e^{-0.0089C}$$

$$H = 0.7110e^{-0.0066C}$$

式中 D 为地径(cm)，H 为树高(m)，C 为保留木盖度(3%～90%)。其中当盖度 > 40%时，盖度对针叶树生长的负影响增大。

2.5 利用自然力营造针阔混交林的技术关键

前述分析表明，喀斯特石质山地造林时，利用已天然更新的阔叶树，有利于改善土壤水分小生境，提高造林保存率和形成针阔混交林。但保留或侵入的阔叶树对针叶树生长有一定负作用，主要是由于阔叶树处于针叶树上层空间，当其密度和盖度增高时，使林地光照减弱，营养空间减小；而对针叶树，当苗木成活后，进入幼龄生长阶段，初期竞争能力较弱，难与其周围阔叶树相抗衡，在光照、营养等环境条件得不到充分供应时，其生长势必受到影响。因此，保留造林地阔叶树，利用天然更新能力，形成针阔混交林的技术关键是及时调控密度，保持适当盖度。造林头三年，保证成活，提高保存率是主要矛盾，宜适当多留灌木以形成有利小生境，盖度可达 50%～80%。造林后三年与灌草植物竞争成为主要矛盾，要及时抚育，适度透光，盖度以 30%～40%为宜。

综上所述，湿润喀斯特地区通过适度保留灌木提高造林成活率，利用天然更新能力，抚育阔叶树形成针阔混交林，即栽针留灌抚阔是可行的，关键是适度留灌，及时抚阔，调控密度，以充分利用其正效应，抑制负效应。

A PRELIMINARY STUDY OF PLANTING BROADLEAF AND CONIFER MIXED FOREST BY USING NATURAL FORCE

Zhu Xiaoke　　Zhu Shouqian

(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

The effect of natural regeneration of broadleaf trees on habitat factor and afforestation in lands during the afforestation in Karst rocky hills was studied. The results showed that proper remaining of broadleaf trees in land could improve the soil water microhabitat and increase the survival rate of afforestation. Before or after afforestation, more broadleaf trees or coverage would have a negative effect on the growth of conifer seedlings. Regulation of broadleaf tree density and coverage in time is the key to plant conifer tree by remaining shrub and tending broadleaf trees, which is able to form the conifer and broadleaf mixed forest with a good structure.

Key words: Natural force, Plant conifer tree by remaining shrub and tending broadleaf trees, Mixed forest

乌江流域喀斯特
石质山地人工造林配套技术*

祝小科　　朱守谦

（贵州大学林学系）

摘要：本文提出喀斯特石质山地人工造林措施的制订以围绕树种水分平衡，即解决土壤与苗木间水分供需矛盾为核心，在基础研究和试验研究结果基础上，提出了适宜喀斯特石质山地人工造林的配套技术，包括树种选择、育苗、整地、造林方法、林分结构配置和幼林抚育等。按此配套技术实施，可取得较高的造林保存率。

关键词：喀斯特石质山地　水分平衡　人工造林　配套技术

1　前　　言

乌江流域喀斯特山地分布面积广，占流域面积的64.8%。由于喀斯特地区岩石裸露率高，土被不连续，土层浅薄，地表水缺乏，地下水埋藏较深，加之人为破坏森林植被严重，造成环境退化，水土流失加剧，潜在危险性大。土壤冲刷后，岩石裸露率提高，土地利用价值降低，石漠化进程加快。干旱、洪涝等自然灾害频繁，严重危及到喀斯特地区农业生产的持续稳定发展和人民的生活、生存。因此采用人工造林，迅速有效地恢复森林植被，发挥其生态功能，对于改善喀斯特地区农业生产、人民生活的环境条件，促进经济繁荣等，具有现实和深远意义。

目前，国内外已有较多资料介绍石灰岩山地人工造林技术（周政贤，1963；李永康，1963），如本省在20世纪60年代初和“六五”期间对喀斯特山地岩性、土壤、植被和造林树种选择、造林方法、管护措施等方面做过初步研究，其中强调树种选择、高质量块状整地、不同苗龄造林、容器苗造林等，也取得了一定成效。但对于如何围绕水分平衡，提高造林成效及相关配套技术尚缺乏系统研究。本文即是在已有研究资料基础上，并根据进一步的应用基础和试验研究的结果，提出适宜喀斯特石质山地人工造林配套技术。基于目前社会、经济、技术条件，对于人工

* 本文曾发表于《贵州林业科技》，1999，27(1)。

造林技术研究,应注重现有常规技术的正确、合理、巧妙使用,强调技术的配套性和实用性,便于生产上、特别是长防林工程中应用。

2 喀斯特石质山地人工造林限制因子

碳酸盐类岩石发育形成的喀斯特石质山地,岩石裸露率高,土被不连续,土层浅薄,岩石渗漏性强,土壤持水量低,生境异质性大,给人工造林带来困难。经测定,石质山地上各类小生境土壤持水量不高,雨后晴天,水分丧失速度快,临时性干旱不时出现,极易造成水分胁迫(朱守谦,1993),影响人工造林成效。因此,水分胁迫是喀斯特山地人工造林的主要限制因子,针对生境条件的严酷性,只有始终以生态学理论为指导,坚持土壤-植物-大气连续体的整体观和水分平衡的动态观,掌握其生境特征及变化规律,围绕水分平衡制订造林配套措施,减少限制因子的影响,才能确保造林质量提高。

3 造林树种选择

3.1 针对喀斯特石质山地生境特点,造林树种选择应遵循适地适树、生态与经济效益并重、长短结合的原则。

3.2 喀斯特自然森林群落组成树种丰富,生态类型多样,自然选择的压力,塑造了喀斯特森林树种以不同方式、途径来适应喀斯特生境(朱守谦,1993,1997)。因此造林树种的选择要考虑树种生物学特性和生态学特性,尤其要考虑树种的水分生态特性及其对水分亏缺的适应方式和途径。应选择适应性强,耐干旱瘠薄,根系发达,成活容易,生长迅速,更新能力特别是无性更新能力强的树种。喀斯特地区现有自然群落,特别是顶极或原生性群落的种类组成,就是树种选择的最好依据。喀斯特地区不同类型小生境及相应生长分布的树种,就是具体地段适地适树的依据。

3.3 根据生态经济型防护林建设的目标,造林目的主要以防护功能为主,同时还应考虑当地造林习惯、群众的利益,做到生态经济效益并重,长短结合,以提高造林积极性。

3.4 适宜造林树种

根据适地适树原则,参考树种选择试验,自然群落种类组成和树种水分生态特征研究结果及经营习惯,推荐以下用材林、经济林树种作为喀斯特石质山地人工造林树种。

3.4.1 用材树种

滇柏 *Cupressus duclouxiana*
藏柏 *Cupressus torulosa*
柏木 *Cupressus funebris*
青桐 *Firmiana simplex*
泡桐 *Paulownia fortunei*
梓木 *Catalpa ovata*

华山松 *Pinus armandi*
火炬松 *Pinus taeda*
马尾松 *Pinus massoniana*
柳杉 *Cryptomeria fortunei*
女贞 *Ligustrum lucidum*
刺槐 *Robinia pseudoacacia*
喜树 *Camptotheca acuminata*
猴樟 *Cinnamomum bodinieri*
香叶树 *Lindera communis*
响叶杨 *Populus adenopoda*
光皮桦 *Betula luminifera*
麻栎 *Quercus accutissima*
白栎 *Quercus fabri*
臭椿 *Ailanthus altissima*
苦楝 *Melia azedarach*
云贵鹅耳枥 *Carpinus pubescens*
椤木石楠 *Photinia davidsoniae*
复羽叶栾树 *Koelreuteria pinota* 等。

3.4.2 经济树种

杜仲 *Eucommia ulmoides*
黄柏 *Phellodendron chinense*
花椒 *Zanthoxylum bungeanum*
核桃 *Juglans regia*
桑树 *Morus alba*
乌桕 *Sapium sebiferum*
棕树 *Trachycarpus fortunei*
柿树 *Diospyros kaki*
李 *Prunus salicina*
桃 *Prunus persica*
梨 *Pyrus* sp
漆树 *Toxicodendron verniciflum*
油桐 *Aleurites fordii*
盐肤木 *Rhus chinensis* 等。

3.4.3 灌、草种

龙须草 *Eulaliopsis binata*
紫穗槐 *Amorpha fruticosa*
金银花 *Lonicera japonica* 等。
刺梨 *Rosa roxburghii*
三叶木通 *Akebia trifoliata*

4 苗　　木

4.1 采用优良种源

就地育苗,按高、径指标选用一年生Ⅰ、Ⅱ级苗造林。

4.2 容器苗

容器苗造林,其根系不受损伤,生活力强,缓苗期短,栽植后根系即能吸收土壤中水分,减轻临时性干旱威胁,对提高造林成活率、保存率有明显效果,可使造林保存率达85%～100%。

4.3 切根苗

在一年生苗木生长期(8～9月),采用切根技术,切根深度视树种而定,一般切去约1/3主根长,可刺激侧根、须根生长,形成较发达根系,并改变苗木根冠比,提高根系含水量,对增强苗木抗逆境能力和提高造林成活率具有一定作用,采用切根苗造林,保存率可达85%以上。

5 整　　地

5.1 整地方式

针对喀斯特山地生境特点,整地方式的确定要因地制宜、见土整地,整地规格不强求一致。一般以局部整地为主,采用穴状和鱼鳞坑整地方式,坡度较大地段尤以大鱼鳞坑整地为宜,它可起到保持水土,蓄水保墒作用。同期、同地段上,鱼鳞坑整地比穴状整地土壤含水量高3～10个百分点。

5.2 整地时间

于造林前一年的秋冬进行:整地时不全面砍山、不炼山,利用造林地植被覆盖,可减少土壤水分丧失,植苗穴周围有草或灌木覆盖比无任何覆盖情况下,土壤含水量可提高2.3～5.5个百分点。

6 造　　林

6.1 密度及配置

造林密度以"见土整地、见缝插针、适当密植"为原则,确定合理密度还需综合考虑造林目的、树种特性(包括种类、生长速度、冠幅大小)、造林地立地条件、林分结构等方面。若营造用材林、其树种生长快、冠幅大、立地条件较好,且为复层混交林,造林密度宜小,反之宜大。经济林,尤其混农作业,一般宜稀植。用材林的密度,针叶树种一般为4500～10000株/hm^2,阔叶树种为2500～4500株/hm^2;经济林一般为390～1100株/hm^2。种植点配置视生境特征、立地而定,一般为无规则配置。

6.2 集中局部土壤

在生境异质性高的地段，应因时因地制宜，集中局部土壤植苗造林，以增加定植点土层厚度，一定程度上可克服土层浅薄对苗木生长影响。

6.3 造林季节

春季造林于2月底3月初进行，根据当地降水特点，选择无风，阴雨天气，降雨前后植苗。栽植前苗木根系保持良好湿润状态，做到随起随栽。

6.4 促根剂使用

苗木栽植前，选用ABT3号生根粉配制成50×10^{-6}或100×10^{-6}的溶液或根宝溶液浸根造林，可提高苗木根系活力和再生能力，促进根系发育，增强抗逆能力，使造林成活率达80%以上。

6.5 适当深栽

石质山地土壤下层较湿润，适当深栽苗木，利于苗木根系吸收水分。栽植时，苗木扶正，根系舒展，切忌窝根，深度为根际以上3~5cm。

6.6 穴面覆盖

造林后，植苗穴面四周采用枯枝落叶、地膜、甚至是石块覆盖，可降低穴内土壤水分直接蒸发损失，具较好的蓄水保墒作用。枯枝落叶和地膜覆盖比未覆盖穴内土壤含水量一般要高10和5个百分点，利于苗木的成活生长，提高造林成活率，保存率。

6.7 容器苗补植

造林当年冬季或来年春季补植时，宜用容器苗补植，尽量做到一次性补植成功，使其与原已成活苗木的高、径生长相差不大。避免多次补植的局面而降低人工造林质量。

7 林分结构

7.1 混交林及模式

营造复层结构混交林利于发挥森林生态、经济功能和增强其稳定性,改善喀斯特石质山地环境条件。混交林营造和培育关键在于正确处理好种间关系,营造时宜选用常绿和落叶树种、针叶和阔叶树种,深根和浅根树种,阳性和耐荫树种进行混交,混交模式可选用乔木、乔灌、乔灌草、林农、林果、林药的模式,采用行间混交、带状混交或块状混交的方法。

7.2 利用自然力,天然更新形成混交林

造林整地时不全面砍山,不炼山,采用"栽针留灌抚阔"的综合措施,为造林树种幼苗成活、生长创造良好生长条件,特别是提供较好的土壤水分条件,且利于形成良好结构的复层混交林。其技术要点是因地制宜、适度保留合理的原有乔、灌木密度或盖度,造林初期,原有阔叶乔木宜保留 1000 ~2000 株/hm^2,盖度 30% ~40%,灌木盖度 40%左右,并适时调控透光程度。该措施能充分利用自然力和造林地原有植被,技术简单易行,投劳少,收益快,具明显的社会、生态和经济效益。

7.3 混农结构

造林地区内在立地条件好、地势较缓、土层深厚的部分农耕地,配置经济树种和果木进行混农作业,且有传统经营习惯。如杜仲、黄柏、乌桕、油桐等与粮组合、果粮组合等。混农结构能以短养长,有利于水土保持,提高土壤肥力和满足人民群众的经济要求,提高造林的积极性和经营水平。

8 幼林抚育

8.1 幼林抚育

以除草、松土、割灌为主。应从春季造林的当年开始进行,直到幼林郁闭。造林当年为了使植被不受较大破坏,加强土壤的蓄水保水能力,施行不动土抚育,割除穴内杂草。以后每年进行 1 次除草松土,特别在造林后的第 1,2 年更为重要。除草松土的时间和次数要根据幼林生长情况,造林地原有植被情况而定,时间以春、夏季为主,秋季除草则应在杂草灌木种子成熟前完成,抚育方式按整地方式确定。除草松土时避免损伤植株和根系,松土深度宜浅,不超过 10cm。

8.2　对于利用“栽针、留灌、抚阔”

措施营造的复层结构混交林，以适时调控透光程度，抚育阔叶树为主。根据针叶幼树的生长情况，应适时对保留的阔叶树进行修枝，并割灌。透光程度以针叶幼树上方不遮荫为宜。

8.3　林农混作情况下，可以耕代抚，并适当修枝整形。

A SYSTEMATIC TECHNIQUE OF AFFORESTATION IN KARST ROCKY HILLS IN WUJIANG RIVER WATERSHED

Zhu Xiaoke　　Zhu Shouqian
(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

In this paper, it proposed that to solve the water balance, namely the contradictory between seedling demand and soil supply for water, was a key to make afforestation measure for Karst rocky hill, and based on the basic research and experiment, a systematic technique of afforestation for Karst rocky hills was made. This technique included the species selection, seedling nursery, site preparation, planting method, forest structure arrangement and young forest tending. It could increase the survival rate of afforestation in Karst rocky hills by the implementing the systematic technique.

Key words: Karst rocky hill, Water balance, Afforestation, Systematic technique

乌江流域喀斯特石质山地植被自然恢复配套技术*

祝小科　　朱守谦　　刘济明

（贵州大学林学系）

摘要：本文通过植被调查和育林技术试验研究，提出了喀斯特石质山地植被自然恢复配套技术，包括植被自然恢复地段选择，封育类型划分，并针对各种封育类型提出相应的人工促进植被自然恢复的措施，以及封育方式、林分保护、组织管理等系列技术。

关键词：植被自然恢复　封育类型　人工促进措施

1 前　　言

乌江流域喀斯特石质山地，多数为造林困难程度大的劣质山地，人工造林较难进行。利用自然力通过天然更新恢复植被，是这些困难地段植被恢复的有效途径之一。现存喀斯特山地的次生植被，在停止人为干扰后，会向着进展演替方向发展，因此，植被自然恢复即是以演替规律为依据。对喀斯特山地次生植被进行封山育林，在借助自然力恢复植被的同时，采取一些人工促进措施，对于加快植被恢复的进程，提高林分产量和质量，达到植被恢复的目的，使生态经济效益协调发展等方面都具有重要意义。

为此，我们在对喀斯特石质山地植被特点，自然恢复的生态学过程研究和实用技术试验结果的基础上，结合一些已有成功经验，提出适宜喀斯特石质山地植被自然恢复的配套技术，以期为推动喀斯特石质山地植被自然恢复工作的深入开展提供技术指导。

* 本文曾发表于《贵州林业科技》，1998，26(4)。

2 喀斯特石质山地植被自然恢复地段选择

植被自然恢复地段即封育地段的选择是封山育林能否取得成效的关键之一。贵州亚热带生物气候条件,为植被自然恢复提供了良好的水热条件,只要被破坏地段上存在繁殖体(残存或侵入的),自然恢复的可能性就存在。因此,封育地段的选择首先应具备种子或无性繁殖体的来源。其次,对于人为破坏严重,生境极度严酷的地段,如高山、陡坡、岩石裸露地等难造林地,没有条件实施人工造林时,亦可作为封育地段。

3 封育类型划分

封育类型的划分对于研究被封育地段植被自然恢复的可能性、潜力、速度及需采取何种人工促进措施,加快植被自然恢复的进程等方面都具重要作用。同时也有利于生产上分类指导,开展封山育林工作。本研究对封育类型的划分主要根据人为干扰方式、立地条件、种源(繁殖体)条件、树种组成等方面的差异及其演替动态等,以长防工程县修文为例,可分为五种类型。

3.1 稀疏灌丛草坡型

该类型的形成是原森林植被遭受严重破坏,经多次采樵,放牧或火烧后,草本植物与少量残存或侵入的灌木混生而成,为草坡发展至灌丛的过渡阶段。主要分布于纯质灰岩和白云岩山地坡上部或中上部,水土流失严重,岩石裸露率高达 40% ~ 80%,土壤干旱、瘠薄,土层厚 9 ~ 42cm,石砾含量高达 60%。该类型以草本植物占优势,其种类多达 25 种,盖度 70% ~ 95%,主要有禾本科的白茅、黄背茅、扭黄茅、野古草及一些菊科、蕨类植物等。灌木一般成丛或零星分布,盖度 15% ~ 25%,主要种类有火棘、小果南烛、细叶铁仔、山柳及少量光皮桦、白栎等乔木幼树。见表 1。

稀疏灌丛草坡分布地段,生境条件严酷,在无足够种子和繁殖体来源情况下,演替进展慢,并将长期停留于此阶段,植被恢复较困难。但由于该类型已具备一定的土壤及庇荫 条件,为种子萌发和幼苗生长创造了必要物质基础,若进行封山,严格控制人为活动,并施以人工促进更新措施,增加种子或无性繁殖体来源,亦能封山成林。

3.2 灌丛型

该类型在喀斯特山地分布较广,是原生植被遭受人为严重破坏后形成的典型次生植被。多分布于阳坡面,分布地段岩石裸露率较高,达 40% ~ 75%,土壤为发育在纯质灰岩和白云岩上的黄色石灰土,土层浅薄,厚度 9 ~ 40cm,石砾含量较高。组成树种多分布于石沟、石缝等有土生境中,且多具刺,叶小、革质、较厚等旱生特点。

表 1 稀疏灌丛草坡灌木种类组成及特征值 样地面积：160m²

植物种名	株数(株)	相对密度(%)	相对优势度(%)	相对频度(%)	重要值	重要值序
火棘	271	26.06	40.30	6.67	83.03	1
小果南烛	399	38.37	21.57	5.00	74.94	2
山柳	90	8.65	5.17	15.00	28.82	3
光皮桦	53	5.10	13.36	5.00	25.46	4
细叶铁仔	80	7.69	1.58	15.00	24.27	5
金樱子	56	5.38	4.61	3.33	13.32	6
白栎	16	1.54	5.00	3.33	9.87	7
木姜子	14	1.35	1.71	3.33	6.39	8
烟管荚蒾	15	1.44	0.89	3.33	5.66	9
月月青	9	0.87	1.24	3.33	5.44	10
忍冬	3	0.29	0.02	5.00	5.31	11
小果蔷薇	17	1.63	0.64	1.67	3.94	12
杜鹃	4	0.38	0.03	3.33	3.73	13
过路黄	8	0.77	1.15	1.67	3.59	14
马桑	2	0.19	0.71	1.67	2.57	15
悬钩子	2	0.19	0.02	1.67	1.88	16
响叶杨	1	0.10	0.00	1.67	1.77	17

表 2 月月青、火棘灌丛种类组成及特征值 样地面积：160m²

植物名称	株数(株)	相对密度(%)	相对优势度(%)	相对频度(%)	重要值	重要值序
月月青	506	34.90	89.59	10.31	134.80	1
细叶铁仔	133	9.17	0.47	8.25	17.89	3
火棘	83	5.72	2.36	8.25	16.33	4
竹叶椒	30	2.07	0.24	5.15	7.46	9
绣线菊	51	3.52	0.19	9.28	12.99	5
烟管荚蒾	18	1.24	0.43	4.12	5.79	11
黄背茅	492	33.93	1.46	10.31	45.70	2
冬青	40	2.76	3.92	5.15	11.83	6
构树	3	0.21	0.01	3.09	3.31	15
女贞	4	0.28	0.95	2.06	3.29	16
刺槐	30	2.07	0.08	8.25	10.40	7
小果蔷薇	2	0.14	0.01	2.06	2.21	17
金银花	4	0.28	0.02	3.09	3.39	14
三叶木通	7	0.48	0.02	3.09	3.59	13
野葡萄	16	1.10	0.10	8.25	9.45	8
小叶鼠李	21	1.45	0.11	5.15	6.71	10
石岩	5	0.34	0.03	1.03	4.40	12
菝葜	2	0.15	0.00	1.03	1.17	19
算盘子	2	0.14	0.01	1.03	1.18	18
南蛇藤	1	0.07	0.00	1.03	1.10	20

主要组成种类有月月青、火棘、化香、栒子、烟管荚蒾、细叶铁仔、小果蔷薇等，盖度 30% ~ 85%。草本植物主要有芒草、黄背茅、苔草、梨头草、蕨类等，盖度 30% ~ 70%。代表性群落种类组成特征见表 2、表 3。灌丛封育类型中，组成树种一般具较强的萌芽、萌蘖能力，多成丛生长。例如，调查发现，月月青 1 丛可多达 29 株，火棘达 10 株，烟管荚蒾达 18 株，小果蔷薇达 30 株，细叶铁仔达 28 株。灌丛土壤种子库研究表明，其土壤种子库中常少木本植物的种子，而多为草本植物种子。说明其组成树种的无性更新在植被自然恢复中起着较大的作用。该类型虽立地条件较差，但由于其地段上具备了繁殖体，特别是组成种的萌芽、萌蘖更新能力较强，因此，随着环境条件进一步改善，封山后植被自然恢复的可能性及潜力较大，初期恢复速度亦较快。

表 3　火棘、过路黄灌丛种类组成及特征值　　样地面积：160m^2

植物名称	株数(株)	相对密度(%)	相对优势度(%)	相对频度(%)	重要值	重要值序
火棘	332	32.39	47.97	13.51	93.87	1
过路黄	248	24.20	9.34	12.16	45.70	2
马桑	101	9.85	18.97	10.81	39.63	3
小叶鼠李	157	15.32	4.73	12.16	32.21	4
小果蔷薇	84	8.20	11.52	12.16	31.88	5
木蓝	17	1.66	0.42	9.46	11.54	6
竹叶椒	14	1.37	1.37	4.05	6.79	7
扁核木	11	1.07	0.69	4.05	5.81	8
盐肤木	7	0.68	0.70	4.05	5.43	9
构树	4	0.39	0.27	4.05	4.71	11
地瓜藤	14	1.37	0.70	2.70	4.77	10
菝葜	13	1.27	0.28	2.70	4.25	12
刺五加	10	0.98	0.99	1.35	3.32	13
算盘子	2	0.20	0.29	2.70	3.19	14
野葡萄	2	0.20	1.10	1.35	2.65	15
月月青	7	0.68	0.49	1.35	2.52	16
木姜子	2	0.20	0.15	1.35	1.70	17

3.3 低价值乔林型

该类型中包括阔叶乔林和以针叶树为主的针叶乔林两类。低价值阔叶乔林是原生植被受人为砍伐破坏后，以根、桩萌芽、萌蘖等无性更新为主而形成的萌生林，多分布于坡中下部，岩石裸露率较低的地段。土壤为发育在纯质灰岩和白云岩上的黄色石灰土，土层较厚，一般大于 30cm。群落组成树种复杂，主要乔木树种有麻栎、白栎、木姜子、光皮桦、云贵鹅耳枥、响叶杨、香叶树等(表 4)，盖度 70% ~ 80%。灌木种类有盐肤木、火棘、茅栗、川榛、山柳、细叶铁仔等，

盖度 20%～25%。草本植物有芒草、苔草、蕨类等,盖度 50%～70%。

表 4　低价值阔叶乔林种类组成及特征值　　样地面积:100m²

植物名称	株数(株)	相对密度(%)	相对优势度(%)	相对频度(%)	重要值	重要值序
木姜子	16	26.27	17.34	23.08	67.09	1
麻栎	6	10.00	41.39	12.82.08	64.21	2
白栎	9	15.00	17.67	10.26	42.93	3
茅栗	7	11.66	5.83	10.26	27.75	4
山柳	5	8.33	4.84	10.26	23.43	5
盐肤木	5	8.33	2.19	10.26	20.78	6
响叶杨	3	5.03	2.58	5.13	12.71	7
光皮桦	2	3.33	2.81	5.13	11.27	8
川榛	3	5.00	2.30	2.56	9.86	9
藤黄檀	1	1.67	1.28	2.56	5.51	10
胡颓子	1	1.67	0.80	2.56	5.03	11
野漆树	1	1.67	0.67	2.56	4.90	12
构树	1	1.67	0.30	2.56	4.53	13

低价值针叶乔林原为马尾松或柏木人工林,因人为多次砍伐后,天然更新而形成的一种残次林,在人为干扰程度大、岩石裸露率较高,土壤干旱瘠薄地段,呈疏林状态,其林相颓败。林内已有天然下种或萌芽能力强的阔叶树种如光皮桦、麻栎、茅栗、盐肤木、化香等侵入,进行封山育林可以形成针阔混交林。

低价值乔林类型虽然树种组成复杂,分布及生长不均,质量不良,生产力较低,但其立地条件较好,种源丰富,且种类组成中多数具适应性广、萌芽力强、有性、无性更新相结合及多代萌芽的特点,自然恢复的潜力大,速度快。因此,进行封山并采取相应育林措施,可培育成能够提供优良木材和其他林副产品以及充分发挥其较优的涵养水源,保持水土作用的优良林分。

3.4　弃耕迹地型

弃耕迹地多分布于坡中部或上部,是不合理使用土地、毁林开荒、陡坡开垦而丢弃后形成的。由于经过人为耕作(一般达两年以上),地段上无原植被痕迹,繁殖体缺乏,植被自然恢复所需繁殖体主要靠周围树种的天然下种侵入。封山后首先侵入的是一年生或多年生草本植物,其次是由迹地周围或土埂边缘的麻栎、光皮桦、响叶杨、川榛等耐旱阳性乔、灌木树种侵入(表 5)。弃耕迹地植被自然恢复初期,种源缺乏,植被恢复速度较慢。一旦繁殖体来源有保障,由于其立地条件较好,植被恢复速度将加快。

3.5　采矿废弃地型

该地段是由于矿石(铁铝矿或铝土矿)夹杂于白云岩中,零星分布,经开采后于矿坑四周堆

弃废矿石或矿石采完后，矿坑废弃而成。矿坑面积一般为 20～100m^2。地段上土壤、植被破坏

表 5　弃耕迹地恢复群落种类组成及特征值　　样地面积：160m^2

植物名称	株数（株）	相对密度（%）	相对优势度（%）	相对频度（%）	重要值	重要值序
光皮桦	668	72.60	76.28	19.61	168.49	1
杜鹃	88	9.56	12.33	5.88	27.77	2
白栎	30	3.26	2.94	9.8	16.00	3
火棘	24	2.60	0.40	11.77	14.77	4
盐肤木	14	1.52	1.46	9.8	12.78	5
金樱子	30	3.26	1.44	7.85	12.55	6
山柳	11	1.20	0.28	7.85	9.33	7
悬钩子	34	3.70	2.73	1.96	8.39	8
小果蔷薇	3	0.33	1.29	3.92	5.54	9
木姜子	5	0.54	0.07	3.92	4.53	10
响叶杨	2	0.22	0.14	3.92	4.28	11
荚蒾	2	0.22	0.02	3.92	4.16	12
茅栗	3	0.33	0.06	1.96	2.35	13
菝葜	1	0.11	0.22	1.96	2.29	14
小果南烛	2	0.22	0.11	1.96	2.29	14
紫珠	1	0.11	0.22	1.96	2.29	14
吴茱萸	2	0.22	0.01	1.96	2.19	15

严重，土壤石砾含量高，且多为母质土，立地条件差。局部地段矿坑周围土地塌陷，土层仍较深厚。繁殖体来源主要靠周围林木的天然下种。对废弃 5 年的采矿迹地调查结果见表 6。调查结果表明，该类型初期侵入树种多为阳性耐干旱瘠薄，且天然下种能力强的树种，如光皮桦、茅栗、白栎、细叶铁仔等。因此，采矿废弃地周围若种源丰富或人工增加其种源，仍能封山成林。

表 6　采矿废弃地恢复群落组成及特征值　　样地面积：160m^2

植物名称	株数	相对密度（%）	相对优势度（%）	相对频度（%）	重要值	重要值序
光皮桦	175	20.21	17.32	11.27	48.8	1
茅栗	84	9.70	27.94	9.86	47.5	2
白栎	49	5.66	21.02	5.63	32.31	3
细叶铁仔	162	18.71	4.56	7.04	30.31	4
杜鹃	93	10.74	4.00	8.45	23.19	5
荚蒾	80	9.24	6.29	7.04	22.57	6
木姜子	40	4.62	4.17	8.45	17.24	7
小果南烛	35	4.04	1.93	7.04	13.01	8
山柳	37	4.27	1.24	7.04	12.55	9
悬钩子	41	4.73	1.48	5.63	11.84	10
过路黄	25	2.89	1.65	7.04	11.58	11
麻栎	1	0.12	7.21	1.41	8.74	12
六月雪	23	2.66	0.13	2.82	5.61	13
月月青	8	0.92	0.53	2.82	4.27	14
云南白珠	6	0.69	0.08	1.41	2.18	15
合欢	2	0.23	0.25	1.41	1.89	16
盐肤木	1	0.12	0.15	1.41	1.41	17
烟管荚蒾	2	0.23	0.11	1.41	1.65	18
火棘	1	0.12	0.01	1.41	1.54	19
吴茱萸	1	0.12	0.00	1.41	1.53	20

综上所述,5种封育类型地段上植被自然恢复的可能性、潜力、速度及其障碍因子均不尽相同,归纳如表7。

表7　不同封育类型植被自然恢复特征

封育类型	植被自然恢复特征			
	障碍因子	可能性	潜力	速度
稀疏灌丛草坡型	生境条件	中	较大	较慢
灌丛型	生境条件	较大	大	较快
低价值乔林型	人为干扰	大	大	快
弃耕迹地型	繁殖体缺乏	较大	大	较快
采矿废弃地	繁殖体缺乏,生境干旱	中	中	较慢

4　人工促进植被自然恢复的技术措施

为了加快喀斯特石质山地植被自然恢复速度,提高森林覆盖率,在封育过程中,需采取一些有效的人工促进措施。封山只是一种手段,而关键在于育林,封而不育会导致封山不成林,林分生产力和质量低下。封育的目的是要形成以乔木为主的林分。因此,各项人工促进技术措施应有利于林分结构的形成与优化并提高林分的产量和质量。针对不同封育类型的特征,应因地因时制宜采取相应的人工促进措施,见表8。

表8　封育类型及相应人工促进措施

封育类型	代表群落	人工促进措施	封育年限
稀疏灌丛草坡型	火棘、禾草草坡	(1)补播、补植增加种源	10年以上
灌丛型	月月青、化香、冬青灌丛,火棘、小果南烛灌丛 盐肤木、木姜子灌丛	(1)补播、补植 (2)人工促进天然更新 (3)组成调整	5~10年
低价值乔林型	栎类、光皮桦林 光皮桦、木姜子林、马尾松、栎类林 柏木林 云贵鹅耳枥、翅荚香槐林	(1)组成调整、密度调控 (2)补植	5年
弃耕迹地型	光皮桦、茅栗、火棘灌丛	(1)补播、补植	5~10年
采矿废弃地型	光皮桦、茅栗灌丛	(1)补播、补植	5~10年

4.1　补播、补植,增加种源

稀疏灌丛草坡、灌丛和采矿废弃地等封育类型,由于生境较严酷,且异质性高,种源缺乏或分布不均,封育地段常出现空地,仅靠天然更新,植被恢复速度慢。因此,需要进行人工补播补植增加种源,所选择树种应具生活力、适应力及更新能力皆强的特点。例如光皮桦、月月青等树种,调查表明这些树种天然更新能力较强,是喀斯特山地植被恢复的先锋树种。光皮桦1m^2内天然下种萌发的幼苗株数多达386株,月月青每100m^2萌生幼苗亦可达519株。

弃耕迹地型，立地条件较好，补播补植时应增加一些针叶树种，如滇柏、华山松等。而对于马尾松、柏木低价值乔林，补植时应选择阔叶树种，以形成针阔混交林，增强林分的稳定性和抗逆性。

总之，采取人工补播、补植增加种源时，针对各封育类型林分特点，应尽量选择适应性强，更新能力强，生长速度快，并有一定经济价值的树种，还应有利于形成混交林，以更好地发挥森林生态、经济和社会效益。除乡土树种外，也可选择有成功栽植经验的外来速生树种。如滇柏、藏柏等等。

4.2 人工促进天然更新

稀疏灌丛草坡、灌丛及低价值针叶乔林类型的组成树种多具有较强的天然下种或萌芽、根蘖更新的能力。因此为促进其组成种的天然下种或无性更新，可采取松土整地、间苗定株、除萌等辅助措施。例如以天然下种更新为主的马尾松、光皮桦等树种，在其母树四周于下种前按一定距离进行穴状整地，使种子成熟后能顺利入土发芽成苗。过密的幼苗幼树宜进行间苗定株。从生量多的萌芽，萌蘖条亦应适当除条。

4.3 种类组成与密度调控

低价值乔林及一些灌丛型，由于其种类组成复杂，密度大，分布不均，生长量小，为了加快其自然恢复的速度，需对林分种类组成及密度进行调整，以进一步选择培育树种，改变林分结构和密度，改善林分生境条件，促进林木生长，并提高林分抗性，稳定性和质量。调整原则是留优去劣，间密留稀。即伐除经济价值低、生长势差的种类，保留生长速度快、数量多、价值高和有培养前途的树种。具体实施调整措施时应因林而异。例如，以栎类、光皮桦为主的阔叶乔林，通过伐除林内藤刺灌木、杂草，保留麻栎、光皮桦 、白栎、响叶杨、木姜子等，使之成为用材兼防护林。试验结果表明，该类型乔林经调整后，林分平均胸径、树高年生长量比未调整林分提高 63.4% 和 34.1%。

以马尾松、柏木为主的针叶乔林，其天然下种能力强，母树砍伐后常形成过密的幼林，应采取密度调控措施，保留适宜密度，改善林地生境条件，达到促进林木生长目的。以盐肤木、木姜子为主的灌丛，调整时应保留盐肤木、木姜子等经济林木及林下苔藓植物，伐除小果蔷薇、山柳、火棘等杂灌，使之培育成经济林。

以月月青、化香、冬青为主的灌丛，由于组成种的萌芽、萌蘖更新能力强，砍伐后仍能产生萌蘖条，可封育为薪炭林，划片轮封，砍伐利用。

以火棘、小果南烛、山柳和栒子、烟管荚蒾为主的灌丛，由于多分布于坡度大，岩石裸露率高、水土流失严重的地段，且组成树种经济价值较低。因此对其林分调整的同时，应增加适宜的针叶树种，使其郁闭成林后，形成多层次结构的防护林，发挥涵养水源、防止水土流失的作用。

诚然，对各封育类型进行种类组成和密度调控，可促进林木生长，达到缩短植被演替时间，加快自然恢复速度的目的。但是若人为干扰不当，也会引发演替过程的倒退，其关键在于适度

调控。试验调查结果表明,对次生灌丛自然恢复初期(6年左右)进行密度调控,保留木密度为4000～7000株/hm^2较适宜,随后还应再进行2～3次调控,当达到乔林阶段中后期,保留木密度为1800～2500株/hm^2,此时乔木层郁闭度为0.6～0.8,林木生长量较大,林分结构和生态、经济效益俱佳。

5 封育方式确定

封育方式确定既要考虑培育目标,封育类型特点,植被覆盖状况,水土流失程度及恢复进程,又要考虑当地群众生产、生活需要。应因地制宜地采取全封、半封或轮封形式。例如,以培育防护林、用材林为目标的针、阔乔林和灌丛类型宜采取全封形式,在封育期内严禁采樵、放牧等一切不利于树木生长繁育的人为活动。而对于培育薪炭林的灌丛类型宜采用轮封形式,对其封育区划片分段,轮流封禁,采伐利用。

6 加强对封育林分保护

6.1 病虫害防治

病虫害对林木的危害性较大,轻则导致林木生长不良,重则导致林分衰退。因此,一经发生应及时诊治,要对林分进行适度卫生伐,减少病菌的传播。

6.2 防止森林火灾及人畜破坏

森林火灾是破坏喀斯特山地植被的主要因素,火烧后易造成水土流失,种源减少,天然更新能力减弱,植被恢复愈加困难。因此,在植被恢复地段要严禁铲火土灰和放火烧山,应指定专人负责巡逻护林,制定护林防火制度,因地制宜设置自然或人工防火线或隔离带及其他防火设施。

人为活动对植被自然恢复亦有非常大的作用,其反复破坏将使植被朝逆行演替方向发展,退化为草坡甚至石漠,过度放牧也能使植被遭受破坏,导致群落不稳定。因此在封育地段应严禁乱砍滥伐、毁林开荒、放牧、采矿等。

7 育林技术实施保证措施

封育结合促进植被自然恢复应视为一个技术体系,它由互相联系、互相制约、高度有序的一系列技术、管理措施构成,这些受社会经济条件的影响制约。突出表现在封山育林和人民

群众的生活生产息息相关,其技术措施取决于能否与群众的利益相结合,怎样解决好封育期间群众烧柴、积肥、放牧、副业生产等需要,以及当前和长远利益相结合等方面的问题。为保证各项技术措施的顺利实施,下列一些相应的管理措施亦必须跟上。

7.1 建立健全封山育林的组织领导工作及基层组织,落实并不断完善封山育林责任制,把责、权、利紧密结合起来,以调动群众积极性。

7.2 选配专职和兼职护林员,负责经常巡逻护林,对违章者及时严肃处理。

7.3 制定护林公约和奖惩制度,封育地区要经常广泛地宣传封山育林的意义,组织当地群众订立护林公约及奖惩办法。实践证明一些乡规民约对封山育林的管理是必不可少、极为有效的措施之一。

A SYSTEMATIC TECHNIQUE OF VEGETATION NATURAL RESTORATION IN KARST ROCKY HILLS IN WUJIANG RIVER WATERSHED

Zhu Xiaoke　Zhu Shouqian　Liu Jiming
(Forestry Department of Guizhou University)

Abstract

Based on the vegetation survey and afforestation experiment, a systematic technique of vegetation natural restoration in Karst rocky hills was presented in this paper. This systematic technique included the selection of vegetation natural restoration sites, the closing hills and afforestation types classicication, the improved measures and ways to the different types, forest protection, management etc.

Key words: Vegetation natural restoration, Closing hills to afforestation type, Improved measure

瑶族传统文化与生物多样性保护*

陈正仁　　　　余登利

（茂兰国家级自然保护区管理局）

摘要：通过研究茂兰喀斯特森林区内居住的瑶族同胞刀耕火种的农耕文化，发现在传统宗教信仰、采集、狩猎、药浴、农事历等方面，都包含着对生物多样性的管理和利用的多方面内容，其中不少方面值得继承、发扬和研究。茂兰喀斯特原始森林的存在以及生物多样性的丰富程度与区内少数民族传统文化之间是密不可分的。

关键词：瑶族　传统文化　生物多样性

1 概　　述

茂兰保护区位于贵州省南部荔波县境内，总面积21 285hm^2，是典型的少数民族分布区域，区内居住着瑶、苗、壮、水、布依等少数民族6 696人。其中瑶族村寨2个，73户328人。瑶族是开拓荔波的最早居民之一。远在殷周之前，他们就披荆斩棘，繁衍生息在荔波这块土地上，从瑶族现存幽崖葬中，清楚地展现了远古瑶族的葬俗和民族意识。悬棺葬、幽崖葬是远古时代我国南方民族的一种葬俗。时至今日，荔波瑶麓瑶族仍完好保存着这一远古遗风。根据瑶族古歌叙述，瑶族祖先早就在茂兰坝，远古洪水滔天时，周围都被淹没了，洪水退后，瑶人就落脚在“努当寨”（今天茂兰比鸠寨）。茂兰瑶族分为三支，各自分别自称：“努侯”（nu^{55} wou^{33}），也称“青瑶”，“董蒙”（Ton^{55} Mog^{33}），也称“白裤瑶”，“东蒙”（Ton^{55} Mog^{33}），也称“长衫瑶”，这三种瑶族的称谓“努侯”、“董蒙”、“东蒙”意思都是“穿我们这种衣服的人”。由此推断他们都是一源。本文以“长衫瑶”为研究对象，探讨少数民族传统文化与生物多样性保护之间的关系。

* 全球环境基金（GEF）中国自然保护区管理小型科研基金资助项目（GEFSRG－9805）资助。

2 瑶族文化与生物多样性

2.1 宗教信仰

瑶族信仰自然宗教，相信万物有灵，崇拜雷神、寨神、山神、树神、水神、土地神等。

敬雷神：瑶族人认为雷神能布云施雨，保佑风调雨顺、五谷丰登，因此敬奉虔诚。旧社会还举行“忌雷”仪式，在新雷响动之后，全寨集中在土地庙前，杀鸡杀猪、焚香化纸供奉，并在七日内不准动土，以后每次递减一、二天，直到秋收结束。

敬寨神：凡瑶族人居住的寨门口均建有小庙，庙内放置奇形怪状的石头为神，以保佑全寨人畜平安。每年农历十二月三十日，全寨捐钱凑米杀牲供奉寨神，族民聚餐。每遇疾病流行，就要举行“扫寨”，若病疫不止即将寨神倒立，以示警醒，尽职护寨。

敬山神：瑶族喜好打猎，凡猎获大野兽归来（通常指虎、豹、豺狼等凶猛动物），均要鸣枪告谢山神，感谢山神赐予，除去凶猛动物，以确保人畜平安，并在村寨外面取神树叶盖住猎获野兽一天，长期保留该树叶于家中香火之上。瑶族人对白鹭、乌鸦等动物是从不伤害的，传统认为他们是不吉利之物。

敬树神：树神由瑶族起祖头人确定，在该神树下常搭建小瓦房，以便人们敬神时烧香化纸，该神树，人们称之为“戏王”，相传可戏弄鬼神，避邪驱恶，现每年过年时节本寨人均去拜祀，以求本族人平安顺利。

敬土地神：每到春播时，瑶族人均要请巫师邀来鬼头（主管田地之神仙），请求鬼头代管本族田土庄稼，禁止野兽、大虫（老虎）等损害庄稼，以确保年年林茂粮丰。

此外，瑶族人还有一些传统民俗，如小孩“落魂”要用自己染制的红线捆在手腕上，妇女生育要用木材“搭桥”，妇女儿童外出远门要插草标，防邪鬼恶魔染身等等。

2.2 采　　集

采集是瑶族人日常生活的重要内容之一，可以说他包含了瑶人衣、食、行等各方面。他们对某些经济价值较高的植物进行粗放的可持续利用式经营（如爆竹、森林蔬菜、中草药等）已有数百年的历史。

2.2.1 爆竹（黔竹）利用

瑶族人利用爆竹已有三四百年的历史，开始仅做火把、薪柴及建房墙壁之用，后来开始用来编织箩筐、晒席、凉席之类日用品。用爆竹竹篾编制而成的荔波凉席是度夏解暑的上等佳品，同时由于它具有便于携带、美观大方、韧性良好及经久耐用等特点，早已畅销沿海城市及东南亚各国，成为馈赠亲友及旅游纪念珍品。现爆竹（竹篾）已成为茂兰瑶寨人的主要经济收入来源，但经营粗放，利用率较低。

2.2.2 蔬　菜

瑶族人现仍保存着刀耕火种的原始生产方式，稻田利用也仅是种一些水稻，除此而外的大多数时间，瑶族人均在山里进行各式各样的捕猎和采集森林野菜等活动，以此作为食物补充，他们采集的森林野菜有山药、山薯、山魔芋、各类竹笋、野生香菇、木耳等等。由于上山采集难度较大，较为艰辛，所以采集者均为男性，妇女仅负责加工食物。

2.2.3 药　材

瑶族人擅长于采集各类草药，主要用于本族人治病及药浴、制酒、烹调、蜡染等。主要种类有：菜豆树(*Radermachera sinica*)、海芋(*Alocasia macrorrhiza*)、花南星(*Arisaema lobatum*)、木耳(*Auricularia auricula*)、毛木耳(*A. polytricha*)、灵芝(*Ganoderma sinense*)、香菇(*Lentinus edodes*)、石韦(*Pyrrosia lingua*)、鱼腥草(*Houttuynia cordata*)、薜荔(*Ficus pumila*)、朱砂莲(*Aristolochia tuberosa*)、山姜(*Alpinia chinensis*)、山药(*Dioscorea hemsleyi*)等等，约百余种。还有很多自制解毒偏方现仍使用。

2.3 狩　猎

瑶族人喜好狩猎且有着久远的传统历史。每年春播和秋收以后，均是瑶族人上山狩猎的时期。瑶族寨子每家均有猎枪(火药枪)，它是瑶族男子随身携带物品之一，不管是在田间、土边务农，还是上山放牛、采集，他们均带着猎枪，带枪的目的主要是防御凶猛动物攻击，偶尔也打几只山鸡[主要种类有白喉斑秧鸡(*Rallina eurizonoides nigrolineata*)、雉鸡(*Phasianus colchicus torquatus*)、白鹇(*Lophura nycthemera rongjiangensis*)等]、野兔[华南兔(*Lepus sinensis*)、草兔(*L. capensis*)]、果子狸(*Paguma larrata*)等回家下酒(瑶族人喜欢喝酒，每家每户随时都有自己酿制的米酒)。瑶族人狩猎有几种动物是不伤及到的，如大嘴乌鸦(*Coruus macrorhynchus colonrum*)、白鹭(*Egretta garzetta garzetta*)(俗称白鹤)等，传统认为这些鸟类为不吉利动物。他们最喜爱捕捉蟾蜍(俗称山麻拐)(*Bufo* sp.)、蛙类(*Rana* sp. 及 *Rhacophorus* sp.)(俗称田鸡)及细痣疣螈(*Tylototriton asperimus*)(俗称狗龙)及鼠类[中华竹鼠(*Rhizomys sinensis sinensis*)、花白竹鼠(*R. pruinosus*)、岩松鼠(*Sciurotamisa davidianus*)、西南绒鼠(*Eothenomys custos*)、社鼠(*Rattus bowersi*)、黄胸鼠(*Rattus flavipectus*)等]食用。

2.4 农事历

由于当地传统习惯仍保留着刀耕火种的原始生产方式，田土从不轮作，瑶族居民农事历较为简单。

1～2月	开垦、火烧、打猎、采集、放牛
3～4月	春播
5～6月	管理农作物、放牛、上山采集

7～8月	秋收，上山采集，打猎，放牛
9～10月	上山采集药材、野菜等，放牛、开垦（刀耕火种）
11～12月	备柴火，打猎，放牛

2.5 婚 嫁

目前瑶族青年男女多为自由恋爱，以前多为父母包办，但至今仍实行着严格的族内婚制。荔波县境内三支瑶族互不通婚，亦不与其他民族通婚，其婚礼崇尚简朴，婚俗亦各具特色。

板寨瑶族婚礼较其他两支简单，整个婚礼过程中聘礼菲薄，只送几千克米酒，几千克猪肉，一锅豆腐和一篮糯米饭即可。其特殊之处为，新娘进男方家门时需随身带着一竹筒酸水（用野生鲜竹笋或番茄自行制作，这是瑶族人平时用餐时必备佐料之一，常有"三天不吃酸，走路打捞串"之说）。

2.6 丧 葬

荔波境内三支瑶族早期均实行幽岩葬（俗称洞葬），近代以来两支改为土葬。改为土葬的主要原因是：洞太狭窄，老祖先死后拥挤在一块，活动不方便，不自由。不管是洞葬还是土葬，其安葬之地均必须是在保存完好的原始森林之中。瑶人认为森林具有无比巨大的能量，是瑶人得以生存的惟一依托，犹如母亲的乳汁、死去的和活着的人享有同等的权利，生死只是形式的转变，人死仅是形体上的消失，人生于森林，死后仍然要回归森林。瑶人入葬所用棺木均很讲究，一般采用本区森林所产的杉木、任木、黄枝油杉（岩杉）、广东五针松（岩松）、翠柏（格木）等，而现在这些树木大多列为国家重点保护野生植物。

2.7 药 浴

板寨瑶族居民始终保持着药浴的习惯，即在小孩子生病、老人过寿及接近年终时，均要用自己采集的草药配制成中药熬制后加入热水中（用木桶盛满水，加入药汁），人人其中浸泡约1小时，药浴有滋阴补虚、驱病除邪、延年益寿之功效。

2.8 瑶族文化传统与生物多样性保护

瑶族传统文化虽有糟粕更有精华。其形成与自然地理条件，生产力水平，社会经济状况等密切相关。瑶族传统文化对于生物多样性保护有积极的一面，尽管可能不是自觉的有意识的行为。如，首先，它隐含朴素的人与自然和谐相处的理念。瑶人认为森林犹如母亲的乳汁，是瑶人得以生存的惟一依托，这是他们竭力保护森林，有节制地利用森林和其他动植物资源的缘由。然而，客观上却起到了保护森林资源的积极效果。茂兰瑶寨位于保护区核心区边缘，正说明了瑶寨人世世代代的生活，并未对亚热带喀斯特森林形成很大的破坏就是例证。其次，敬山

神、树神及狩猎中对某些种类的动物从不伤及等风俗客观上也起到了保护生物多样性的作用。其三，较少开垦而以野外采集来补充食物及生活的必需供给的生活生产方式，减轻对森林的破坏，也减少了水土流失的产生，对于生态环境保护有利。应该认为，瑶族传统文化对于生物多样性保护客观上有其积极作用。

诚然，随着人口增长，生产力的发展，交通条件改善及信息的传递，传统文化受到冲击，对生物多样性保护的负面影响也日渐突出。在科学理论指导下的对自然资源的合理利用应成为生物多样性保护的基础。

3 结　　语

通过对茂兰瑶族传统文化的研究发现，瑶族民族传统文化和农耕方式有较高的生物多样性保护价值。在瑶族人对自然资源的利用方面有不少内容和方法值得继承、发扬和更深入地研究。另一方面，随着现代文明的不断侵入，在保存一定民族传统植物文化的基础上，需要更新瑶族人利用自然资源的方式和方法及思想观念，使瑶族同胞能逐渐摆脱贫困走向富裕之路。

STUDY ON YAO MINORITY TRADITIONAL CULTURE AND BIO - DIVERSITY

Chen Zhengren　　Yu Dengli
(Management Bureau of Maolan National Nature Reserve)

Abstract

By studying the farming culture of slash-and-burn cultivation of Yao minority inhabited in Maolan Karst forest region, the authors found that many actions of the traditional religious belief, picking, hunting, medical bath and farming history for Yao minority contained the management and utilization of bio-diversity, among which some aspects were worth following and studying. The existence of Maolan Karst primary forest and its rich bio-diversity are mostly related with the traditional culture of minority nation in the region.

Key words: Yao minority, Traditional culture, Bio-diversity.

茂兰布依族传统食用植物的民族植物学研究*

陈正仁[1]　蒋忠诚[2]　余登利[1]　陈会明[1]　玉屏[1]

（1 茂兰国家级自然保护区管理局）　（2 中国地质科学院岩溶地质研究所）

摘要：贵州南部茂兰喀斯特原始森林区内居住着布依族居民5362人，占全区总人口的74%，他们至今保存着轮歇及刀耕火种的农耕方式。自给自足的自然经济是区内的主要经济形式，除种水稻、玉米和少量的黄豆等几种作物外，大量的食用植物采自森林和山野。本文论述了该区布依族的传统食用植物153种，其中野菜类87种，森林水果类66种。在野生蔬菜植物中，采集量最大的是蕨类、竹笋、菌类，其次为魔芋、山药等。妇女是野生食用植物的主要采集和加工者，她们通常具有较为丰富的食用植物知识。本区竹笋类、蕨类、水果类资源丰富，具有较大的开发利用前景。

关键词：布依族　食用植物　民族植物学

1 概　　述

布依族是贵州南部荔波县世居的民族之一，根据有关史籍和语言、地域、文化背景诸方面的印证，布依族是从古越人的"骆越"一支发展起来的（荔波县志编纂委员会，1997）。秦、汉以前，"骆越"分布的地域较广，包括广西北部和贵州南部，即现今布依族居住的区域。自汉代以后"骆越"之名逐渐消失，并冠之以"俚"、"僚"，元代以来称"仲家"，在长期的历史发展过程之中，吸收了不少其他民族，融合而成今天的人数众多的布依民族。

茂兰国家级自然保护区位于贵州省黔南布依族苗族自治州荔波县境内，南端与广西壮族自治区北部的南丹、环江两县接壤。区内居住有布依族、水族、壮族、瑶族、苗族等少数民族6 696人，布依族为本区主体民族，共1132户5362人，占保护区总人口的74%。由于交通闭

* 国土资源部岩溶动力学开放研究实验室资助项目（2001－6－5）及全球环境基金资助项目（GEFSRG－9805）的部分研究内容。

塞,文化落后,区内布依族居民至今仍保留着轮歇的农业耕作方式,且种植品种极为单一。一年中除耕种一季水稻、少量玉米及黄豆之外,基本上不种植其他农作物。大量的食用植物依赖于森林和山野。

2 传统野生食用植物及开发利用潜力

茂兰喀斯特森林区处于中亚热带南缘,水热条件充沛,植物区系交错复杂,野生食用植物资源较为丰富,调查表明,本区布依族已利用的食用植物有152种,其中森林蔬菜类86种,森林水果(干果)类66种。

2.1 森林蔬菜类

2.1.1 鲜食蔬菜

表1 茂兰布依族食用蔬菜类植物

种 名	采食季节	食用部位及方法
方竹(*Chimonobambusa quadrangularis*)	秋	竹笋,鲜食或腌酸及制作笋干
狭叶方竹(*C. angustifolia*)	秋	竹笋,鲜食或制作笋干
乳纹方竹(*C. lactistrata*)	夏、秋	竹笋,腌制或制作笋干
麻竹(*Dendrocalamus latiflorus*)	秋	竹笋,鲜食
荔波吊竹(*D. liboensis*)	秋	竹笋,入水煮沸后炒食或腌制酸水
龙竹(*D. giganteus*)	夏、秋	竹笋,鲜笋味苦,冷水泡制竹笋酸作调料
水竹(*Phyllostachys heteroclada*)	春	竹笋,入水煮沸后制作笋干或炒食
筱竹(*Ph. nidulaiar*)	秋	竹笋,鲜食
木竹(*P. heteroclada* f. *solida*)	秋	竹笋,鲜食或制笋干
毛竹(*Ph. heteroclada* var. *pubescens*)	冬、春	竹笋,鲜食
金竹(*Ph. sulphurea*)	秋	竹笋,鲜食(需加入酸水)
车筒竹(*Bambusa sinospinosa*)	秋、夏	竹笋,腌制酸笋(主要加入糟辣酸)
水蕨(*Ceratopteris thalictroides*)	春、夏	幼叶,鲜食
菜蕨(*Callipteris esculenta*)	春、夏	幼叶,鲜食
星毛蕨(*Ampelopteris prolifera*)	春 夏	幼叶,腌制酸蕨
飛秆菜(*Erechtites hieraciifolia*)	春、夏、秋	幼茎、叶,鲜食
宽叶韭菜(*Allium hookeri*)	四季	叶,鲜食
淡竹叶(*Commelina communis*)	春、夏、秋	茎、叶,鲜食
蔊菜(*Rorippa montana*)	春、夏	茎、叶,鲜食
木槿(*Hibiscus syriacus*)	春、夏	花,鲜食
牛繁缕(*Malachium aquaticum*)	春、夏	幼叶,鲜食
清明菜(*Anaphalis flavescens*)	秋、夏	花,制作锅巴
鸭儿芹(*Cryptotaenia japonica*)	春、夏	幼茎、叶,鲜食

种　　名	采食季节	食用部位及方法
野茼蒿（*Gynura crepidioides*）	春、夏	幼叶，鲜食
苋（*Amaranthus tricolor*）	春	幼叶，鲜食
香椿（*Toona sinensis*）	春	幼叶，芽，炒、蒸食或过沸水后拌酸菜
虎刺楤木（*Aralia armata*）	春	幼叶，芽，蒸食

由表1可知，本区布依民族群众采食的鲜食蔬菜类植物有27种，其中竹笋类占12种，为主要被采集对象，其采集量亦为最大，这与本区竹类资源较为丰富及民族传统有密切关系。由于竹林分布范围较广，出笋季节性极强，采集方便，加之本区少数民族喜爱吃酸汤的习惯，而竹笋又是制作酸汤的最好原料，食用极为方便，因此，本区对于竹笋的利用程度较高。蕨类是本区布依族及其他民族都非常喜爱食用的野生植物之一，其采集和食用均极为方便，且味道鲜美，香脆可口，在本区蕨类植物采集利用程度极高。但由于蕨类植物生长最佳生境为火烧坡，布依族群众常放火烧山促进蕨类生长，对森林植被恢复和重建具有一定负作用，因此，应深入研究蕨类蔬菜的人工栽培利用技术，其前景极为广阔。香椿广泛分布于本区喀斯特凹地及槽谷底部、农耕地边缘，生长迅速，采集方便，对其采食量亦较大，但由于香椿发芽量较小，价值较高，目前本区群众采集香椿芽主要用于赶集出售，自食用量较小。本区生境条件极适宜香椿的生长发育，在喀斯特凹地槽谷及漏斗底部应大力发展香椿，不但能生产鲜美蔬菜，其木材亦为良好的家具用材，开发利用前景广阔。

2.1.2　香料类植物

茂兰喀斯特林区布依族民族传统保存完好，森林和山野中很多可作为香料食用的植物已被广泛采集加工和食用，主要有17种，如表2所示。

表2　茂兰布依族食用香料类植物

种　　名	食用部位	食用方法及用途
贵州花椒（*Zanthoxylum esquirolii*）	果实，幼叶	味麻，鲜食或阴干做调料
石山花椒（*Z. calcicolum*）	果实，幼叶	同上
大花花椒（*Z. macranthum*）	果实，幼叶	同上
山姜（*Alpinia japonica*）	块茎，叶	炒菜及火锅调料，味鲜美
毛桂（*Cinnamomum appelianum*）	树皮，叶	树皮做调料，叶晒干泡茶
川桂（*C. wilsonii*）	树皮	做炖汤调料
紫珠（*Callicarpa japonica*）	花	沸水泡制黄糯饭清明节扫墓用
枫香（*Liquidambar formosana*）	树叶	煮水泡制黑糯饭（"四月八"牛王节）用
木姜子（*Litsea pungens*）	果实	做酸汤调料，味鲜美
野薄荷（*Mentha haplocalyx*）	幼叶，芽	做狗肉调料
鱼香菜（*M. spicata*）	幼叶	做辣椒水调料（火锅时用）
鱼腥草（*Houttuynia cordata*）	茎，叶	拌酸菜或炒食，味鲜
野葱（*Allium macrostemom*）	全株	拌酸菜或辣椒水调料
细叶韭（*A. tenuissimum*）	叶	做韭菜粑用

种　　名	食用部位	食用方法及用途
百合（*Lilium brownii var. viridulum*）	茎	制作淀粉
草果（*Amomum tsao-go*）	果实	做炖、炒食用调料
砂仁(*A. villosum*)	果实	做炖汤调料

由表 2 可知，本区布依族食用的香料类植物较为丰富，共有 17 种，其中花椒类 3 种，但产量较小，因为食用量不大，群众尚无大量出售花椒的习惯，价值较低。但品质较好，做调料味道鲜美，本区又适宜栽种，是值得开发利用的香料植物之一。毛桂、川桂、草果、砂仁等为较贵重的调味品，可规模种植进行资源开发。紫珠和枫香可作为民族特色植物开发，可加工为精粉、干花(叶)或黄(黑)饭花汁等产品进入市场。

2.1.3　淀粉类及滋补类食用植物

本区富含淀粉及具滋补功效类植物共 25 种，其中黏山药、薯蓣、滇磨芋、芭蕉芋采集量最大，芭蕉芋现已大量人工种植作为猪饲料。滇魔芋、魔芋干片已进入市场，如实施人工规模化种植进行开发，前景可观。野生药用植物在本区资源量较大，初步查明，茂兰喀斯特林区产中草药 298 种，其中清热解毒类 124 种，止咳化痰类 41 种，祛风除湿止痛类 107 种，补益类 26 种，驱、杀虫药 16 种等，开发潜力巨大。

表 3　茂兰布依族食用淀粉类及滋补类植物

种　　名	食用部位	食　用　方　法　(用途)
日本薯蓣（*Dioscorea japonica*）	块茎	去皮，煮熟或油炸后做火锅类食用
黏山药（*D. hemsleyi*）	块茎	同上
薯蓣（*D. cirrhosa*）	块茎	同上
葛藤（*Mucuna Sempervirens*）	块茎	利用其淀粉做葛根粉、粑或生食其汁
芭蕉芋（*Canna edulis*）	块茎	淀粉制作粉条或直接用做猪饲料
芋头(*Colocasia esculenta*)	块茎	煮或蒸熟后去皮食用
魔芋(*Amorphophallus rivieri*)	块茎	淀粉做豆腐食用
滇魔芋(*A. yunnanensis*)	块茎	同上或制作蘑芋干片出售
土人参（*Talinum paniculatum*）	根	入药，有滋补功效
黔岭淫羊藿(*Epimedium leptorrhizum*)	全株	入药，泡酒有祛风除湿，强身健体功效
光叶淫羊藿(*E. sagittatum* var. *glabratum*)	全株	同上
百蕊草（*Thesium chinense*）	全草	入药，清热解毒，补肾
金樱子（*Rosa laevigata*）	根、果	入药，补肾止咳
枸杞（*Lycium chinense*）	根、果	入药，有滋阴补肾及明目的功效
金钱豹(*Campanumoea javanica* var. *javanica*)	根	入药，补中益气，润肺生津
天门冬(*Asparagus cochinchinensis*)	根	入药，滋阴润燥，止咳

种名	食用部位	食用方法（用途）
万寿竹（*Disporum cantoniense*）	根	入药，补虚润肺
宝铎草（*D. sessile*）	根	入药，补虚润肺
麦冬（*Ophiopogon japonicus*）	根	入药，滋阴、清热
爬岩姜（*Drynaria fortunei*）	根状茎	入药，有补肾壮骨之功效
杜仲（*Eucommia ulmoides*）	皮、叶	入药，补肝肾，强筋骨
小金梅草（*Hypoxis aurea*）	全株	入药，温肾调气、有毒
钩状石斛（*Dendrobium aduncum*）	茎	入药，养阴清热
流苏石斛（*D. fimbriatum* var. *oculatum*）	茎	入药，养阴清热
多花兰（*Cymbidium floribundum*）	全草	入药，滋阴清肺

2.1.4 真菌类

由于茂兰喀斯特原始森林区优越的水分和温度条件，致使森林中大量的枯枝落叶、枯倒木、病死木、风倒木等，经微生物分解形成的腐殖质与钙结合形成稳定的腐殖质钙，使腐殖质得以大量积累，成为大型真菌丰富的营养来源。根据调查，本区产大型真菌约179种，其中本区布依族习惯食用真菌15种(表4)。

表4 茂兰布依族食用大型真菌

种名	种名
木耳（*Auricnlaria auricula*）	银耳（*Tremella fuciformis*）
毛木耳（*A. polytyicha*）	松塔牛肝菌（*Strobilomyces floccopus*）
皱木耳（*A. delicata*）	赭菇（*Russula mustelina*）
香菇（*Lentinus edodes*）	白黏密环菌（*Armillaria mucida*）
羊肚菌（*Morchella esculenla*）	长根菇（*Cllybia radicata*）
尖顶羊肚菌（*M. conica*）	栎金钱菌（*C. dryophila*）
牛舌菌（*Fistulina hepatica*）	黄伞（*Pholiota adiposa*）
鸡油菌（*Cantharellus cibarius*）	

香菇、鸡油菌、黄伞等采集量较大，这是由于传统习惯认为，这些菌类食用最保险，从未有人中毒。这已导致了故意砍伐某些种类木材便于生长菌类的事件时有发生，如加以正确引导，在森林环境之中进行人工种植，本区食用真菌开发潜力较好。

2.2 森林水果(干果)类

茂兰保护区布依族群众开发利用森林水果历史悠久，但利用种类较少，经营粗放，规模不大。主要种类有酸梅、李、桃、沙梨、杨梅、刺梣、板栗、薜荔、猕猴桃、多种柿、黄皮果、橘子、柚

等,其中以酸梅为主,现已人工规模栽植,产量逐年上升,其他种类则多处于野生状态,产量极不稳定。本区野生水果资源植物极为丰富,开发利用潜力巨大。据调查,共有水果(干果)类植物66种(表5)。

表5 茂兰布依族食用野生水果(干果)类植物

中名	学名	中名	学名
山桃	(*Prunus davidiana*)	展毛野牡丹	(*Melastoma normale*)
桃	(*P. persica*)	长叶胡颓子	(*Elaeagnus bockii*)
酸梅	(*P. mume*)	石山胡颓子	(*E. calcarea*)
多毛樱桃	(*Cerasus clarofolia*)	铜色胡颓子	(*E. difficioliso*)
小叶枇杷	(*Eriobotrya seguinii*)	蔓胡颓子	(*E. glabra*)
枇杷	(*E. japonica*)	宜昌胡颓子	(*E. henryi*)
李	(*Prunus salicina*)	披针叶胡颓子	(*E. lanceolata*)
苦李	(*P.* sp.)	刺葡萄	(*Vitis davidii*)
火棘	(*Pyracantha fortuneana*)	尖叶榕	(*Ficus henryi*)
全缘火棘	(*P. atalantioides*)	薜荔	(*F. pumia*)
金樱子	(*Rosa laevigata*)	珍珠莲	(*F. sarmentosa* var. *henryi*)
缫丝花	(*R. roxburylii*)	地瓜	(*F. tikoua*)
插田泡	(*Rubus coreanus*)	构棘	(*Machura ochinchinensis*)
栽秧泡	(*R. ellipticus*)	柘树	(*M. tricuspidata*)
大乌泡	(*R. multibracteatus*)	长穗桑	(*Morus wittiorum*)
乌泡子	(*R. parkeri*)	水麻	(*Debregeasia edulis*)
悬钩子	(*R. palmatus*)	苹婆	(*Sterculia nobilis*)
空心泡	(*R. rosaefolius*)	假苹婆	(*S. lanceolata*)
沙梨	(*Pyrus pyrifolia*)	猕猴桃	(*Actinidia chinensis*)
野梨	(*Pyrus* sp.)	异色猕猴桃	(*A. callosa* var. *discolor*)
圆果花楸	(*Sorbus globosa*)	华南猕猴桃	(*A. glaucophylla*)
杨梅	(*Myrica rubra*)	小叶猕猴桃	(*A. lanceolata*)
毛杨梅	(*M. esculenta*)	黑蕊猕猴桃	(*A. melanandra*)
青杨梅	(*M. adenophora*)	柿树	(*Diospyros kaki*)
甜槠栲	(*Castanopsis eyeri*)	龙胜柿	(*D. longshengersis*)
栲树	(*C. fargesii*)	贞丰柿	(*D. zhengfengensis*)
刺栲	(*C. hystrix*)	油柿	(*D. oleifera*)
红钩栲	(*C. lamontii*)	乌柿	(*D. cathayensis*)
小红栲	(*C. carlesii*)	苗山柿	(*D. miaoshanica*)
板栗	(*Castanea mollissima*)	柚	(*Citrus reticulata*)
茅栗	(*C. seguinii*)	黎檬	(*C. limonia*)
锥栗	(*C. henryi*)	黄皮果	(*Clausena lansium*)
赤楠	(*Syzygium buxifolium*)	南酸枣	(*Choerospondias axillaris*)

3 讨　论

茂兰保护区内布依族居民对野生食用植物的利用保留了较为原始的方式。调查表明，妇女为家庭成员中采集、加工食用植物的主要劳动力。由于妇女从小得不到正常受教育机会，关于野生植物资源利用、保护方面的知识极少，她们采集野生食物纯属是见到就挖，看到就采，有多少采多少，盲目挖掘，使不少珍贵种类已经或濒临灭绝。比如，以前本区酿制米酒用的酒药大约需要 25～30 种野生植物配制，都是农村妇女们从森林或山野中挖回。由于大量盲目挖掘，造成资源枯竭，除核心区内少量村寨仍然按原配方从山里采集植物配制外，多数村寨已基本没有按传统配制的酒药了。

也由于目前主要是根据自身需要自给自足，区内布依族居民对食用植物的开发利用缺乏市场观念和资源可持续利用观念。但是他们往往对野生食用植物有着较为丰富的识别、加工、利用经验，这就为开发利用食用植物资源提供了良好的基础。加强野生食用植物资源的研究，特别是对资源的可持续利用、人工栽培、深加工等科学技术知识的普及，对于保护区广大群众的脱贫致富和促进自然保护工作有重要意义。

STUDY ON NATIONAL BOTANY OF TRADITIONAL EDIBLE PLANTS FOR BUYI MINORITY IN MAOLAN

Chen Zhengren[1] Jiang Zhongcheng[2] Yu Dengli[1] Chen Huiming[1] Yu Ping[1]
(1 Management of Maolan Natioanl Nature Reserve 2 The Institute of Karst Geology)

Abstract

There are 5362 residents of Buyi minority, accounting for 74% of the total population in Maolan Karst primary forest, in south part of Guizhou province. The Buyi minority kept the farming way of rotation-farming and slash and burn cultivation. The national economy of self-sufficiency is the main economy, besides the rice, corn and soybean cultivation, many edible plants are picked from the forest. This paper presents the traditional edible plants for Buyi minority, including 87 wild vegetables and 66 fruits, among the wild vegetables, the most picking amounts are the fern, bamboo shoot and mushroom, then *Amorphophallus* and *Dioscorea* .The pickers mainly come from the women who usually understand edible plant well. This region enriches in bamboo shoot, ferns and fruits, has the utilization perspective.

Key words: Buyi minority, Edible plants, National botany

茂兰保护区
喀斯特森林生态旅游的探索与实践

魏鲁明

（茂兰保护区管理局）

摘要：本文归纳了茂兰喀斯特森林生态旅游资源的类型和特点，指出了茂兰保护区开展生态旅游的意义，叙述了茂兰生态旅游规划设计梗概，分析了茂兰开展生态旅游三年多存在的问题，提出了今后的对策和措施。

关键词：自然保护区　生态旅游　生态旅游资源

1　前言

位于贵州南部的茂兰国家级自然保护区，面积 21285hm^2，是一个以喀斯特森林生态系统为主要保护对象的自然保护区，是联合国教科文组织世界生物圈保护区网络（MAB）成员。区内的喀斯特森林，是目前地球上残存的面积最大、分布集中、原生性强、相对稳定的天然喀斯特森林植被，具有重要的科研价值。同时，这种森林生态系统也蕴含着开展生态旅游的巨大潜力。目前国际上关于生态旅游的定义尚有许多不同的提法，但学术界较为一致的看法是：生态旅游是到大自然中去的，自然环境教育和解释寓于其中的，受到生态上可持续管理的旅游。它包含着两个基本要点：(1)生态旅游的对象是自然景观；(2)生态旅游是"保护生态旅游"和"可持续发展的旅游"。近几年来，保护区管理部门按照生物圈保护区的理念和标准，进行了生态旅游的初步实践，探讨了合理利用喀斯特森林的模式。

2　茂兰保护区开展生态旅游的意义

长期的实践证明，自然保护区实行封闭式的管理已不能解决保护与发展之间的矛盾，起不到有效的保护作用。解决保护区社区经济发展滞后和资源利用需求与保护管理之间的矛盾，

促进保护与发展协调并进，是自然保护区建设与发展必须的方向。同时，建立自然保护区，除了对资源和物种进行保护外，另一个基本的任务就是在实行有效保护的前提下，合理经营利用所保护的自然资源，发挥自然保护区的多种功能和效益，并为合理开发利用更大区域内自然资源提供模式和样板。由于生态旅游强调在维护良好环境质量的前提下发展旅游，既保护环境又促进发展，无疑是一种把自然保护功能和旅游发展有机地结合在一起，促进保护区生物多样性保护和可持续发展的有效途径。可见生态旅游为保护区的可持续发展提供了一个契机和切入点。比起其他的资源利用和经营方式，生态旅游带来的负面环境影响最小，所能提供的保护与发展综合的机会最大，是协调保护与发展的一个重要的策略选择。

茂兰保护区开展生态旅游，还能提高茂兰喀斯特森林在国内和国际上的知名度和影响力，为我国的生态旅游增加一个新的旅游品种和路线，丰富我国生态旅游内容。使保护区在保护、科研、环境教育等方面的功能和任务通过生态旅游的开展注入市场的动力，得到更全面的发挥。对发展社区经济，增加就业机会，促进第三产业的发展，使当地政府和群众受益，减轻社区居民和当地经济发展对保护区自然资源的压力起到积极作用。为保护区寻求了经济支撑，改善保护区资金短缺的状况，使管理部门能有更多的资金投入到保护管理和群众利益损失的补偿上。

3 茂兰喀斯特森林生态旅游资源的类型和特点

生态旅游资源是随着生态旅游活动而出现的概念，它既是吸引生态旅游者“回归大自然”的客体，又是生态旅游活动得以实施和生态旅游得以形成和发展的物质基础。它是指以生态美、自然美、和谐美吸引游客前来进行生态旅游活动，为旅游业所利用，在保护的前提下，能够产生可持续的生态旅游综合效益的客体。它具有吸引功能、效益功能、客体属性和保护需要4个基本属性。其中保护需要正是生态旅游资源区别于传统大众旅游资源的关键。

3.1 茂兰喀斯特森林生态旅游资源类型

茂兰独特的喀斯特地貌和孕育其上的森林植被，造就了其独特、繁多的生态旅游资源。根据成景条件、自然环境和人文环境及所蕴含的生态学内容、保护价值和旅游开发价值等方面，可以分为以下5类：

3.1.1 森林地貌景观

基座相连的众多锥峰集结成喀斯特峰丛，锥峰之间的负地形常呈深邃而陡峭的倒圆锥形。这种正负地形的地貌组合依据形状的不同称之为峰丛漏斗、峰丛洼地或峰丛槽谷。与覆盖其上的茂密浓郁的森林一起，形成了艳丽多姿、连续壮阔的喀斯特森林地貌景观，依据地貌组合形态的不同，又可分为三类：漏斗森林、洼地森林、槽谷森林。

3.1.2 地质地貌景观

茂兰为强烈发育和溶蚀的喀斯特地区，因褶皱、扭曲、断裂及溶蚀等地质内外应力而形成

的各种地貌和地质剖面遗迹。如洞穴、断崖、陡岩、孤峰、石沟、石芽、落水洞、天坑、滚石滩、天生桥等。特别是地下溶洞，在茂兰极为丰富，且发育良好，具有极大的探险旅游和科研价值。

3.1.3 水体景观

森林的作用造就了茂兰独特的水文地质二元结构，出现了种类繁多的地下水露头和地表溪流，在千姿百态的青峰相映之下，展示出一派瑰丽珍奇的水景山色。这些水体景观有：地表明流、瀑布、湖泊、喀斯特潭、地下河出入口、地下河天窗、森林滞留泉、多潮泉、森林沼泽湿地。其中喀斯特森林高位湖泊和沼泽湿地是最具独特性的森林水体景观。

3.1.4 生物资源景观

岛屿状的地理环境，特殊的着生基质和森林植被，使茂兰蕴含了极为丰富的动植物资源，有着众多的国家珍稀濒危保护动植物种类和茂兰地区特有种。现已查明，茂兰有国家一级保护植物 7 种，二级保护植物 109 种，茂兰特有植物 26 种；国家一级保护动物 4 种，二级保护动物 32 种，茂兰特有动物 38 种。这些野生动植物及其生长和栖息环境均具有极大的吸引力和感染力。

3.1.5 人文景观

茂兰居住有布依、水、瑶、苗、壮等少数民族，他们长期与森林相辅相依，在漫长的历史发展中形成了各自独特鲜明的民族文化和浓郁古朴的民俗风情。这些民俗文化源自于森林、又在一定程度上保护了森林、展示了与森林和谐一体、协调发展的悠久历史，是充满和谐美的生态旅游资源。

3.2 茂兰喀斯特森林生态旅游资源特点

3.2.1 原生性

据考证，茂兰喀斯特森林形成于新生代的晚更新世，距今约 50 万年。并且没有受到第四纪冰川期的影响。随着地质历史的变迁，森林自然更新和演替，繁衍至今，一直没有受到自然或人为因素的破坏，是一个原生性的自然生态系统，是一个真正自然意义上的生态旅游的对象和客体。

3.2.2 科学性

茂兰各种类型的自然景观及其上孕育的喀斯特森林是一个庞大的自然博物馆，包含着众多深奥复杂的科学内容：喀斯特地貌和景观是如何形成的？在石头上是怎样长出高大茂盛、组成复杂、结构多样的喀斯特森林？林木为什么会有顽强的生命力？森林水文地质二元结构是怎样形成的？等等。这些自然历史的产物，在令人惊叹之余，一种探索其奥秘和真谛的愿望油然产生，让人们在旅游的同时，引起科学的联想，激发求知的欲望，与自然协调和保护环境的意识得到启迪、深化，并转化为自觉的行动。

3.2.3 特异性

亚热带地区的地带性植被是常绿阔叶林，而同样处于亚热带地区的茂兰，因着生的基质不同，发育的森林植被为常绿落叶阔叶混交林。与其他森林相比，这种森林在种类组成、系统结构及功能、环境等诸多方面均有着明显的不同和差异，是一种极为特殊的森林生态系统。

3.2.4 脆弱性

茂兰喀斯特森林是非常脆弱的。这种生态系统抗外界干扰的阈值极低，一旦遭到破坏，失去森林所庇护的环境，便很难恢复，或需要相当漫长的时间。对这种森林而言，资源的保护在旅游中无疑是第一位的。

3.2.5 生命性

达尔文"适者生存"的进化理论在茂兰得到了最深的体现，裸露的地表岩石生境，使要想生存的植物必须迸发出生命的最大潜力才能获得一席生存之地。于是，林木的根系异常发达，或沿着岩石表面四处生长进，或钻入岩石缝隙深入地下，既吸收生长所需的养分，又固着自身庞大的身躯。绿色生命的顽强和在严酷环境中所迸发出的生命潜力，更让人体验和感受到生命的伟大。

3.2.6 示范性

亚热带喀斯特地貌上，原来都有茂盛的森林植被。由于人类长期盲目过度利用和开发，导致这些地区失去了森林的覆盖，生态环境恶化，石漠化逐步加剧。而在广大喀斯特地区中仅存的茂兰喀斯特森林，生命的绿色与周围石漠化形成了强烈的反差。在我国喀斯特地区石漠化日趋严重的今天，幸存的茂兰喀斯特森林更能让人们认识到保护环境、珍爱自然的重要意义。

4 茂兰保护区喀斯特森林生态旅游规划

4.1 规划的指导思想

在严格保护好喀斯特森林生物多样性和生态旅游资源的基础上，以生态学和生态旅游的基本理论、方法为指导，充分发挥喀斯特森林生态系统、景观、生态环境的资源优势和科学价值，合理开发、永续利用，采取多方筹资、分步实施、滚动发展的建设方式，积极稳妥地开发建设好茂兰的生态旅游，实现保护区和社区经济的可持续发展。

4.2 规划的原则

生态保护优先的原则

承载力控制的原则。
突出优势和特色的原则。
遵循自然和原始的原则。
生态环境教育的原则。
社区居民参与的原则。
可持续生产的原则。
全局性原则。

4.3 生态旅游区域及景区划分

茂兰保护区东北部一带的三岔河区域，按照保护区的功能分区，属实验区。这一带汇集了保护区的两条地表河瑶所河和洞山河，及旺牌山、花峒一带的原始森林，风景景观较为集中，类型多样，品位高，且交通便利，适宜开展生态旅游。经过详细的踏勘和考察，保护区管理部门已将三岔河作为茂兰保护区的生态旅游区。该区面积 19.15km^2，占保护区总面积的 9%。板寨一带的文物古迹、民族风情、白鹇山科学定位研究站等旅游支线也同属该旅游区范围。

根据生态旅游资源的分布区域、景观类型、管理便利和旅游方式等因素，将茂兰保护区的三岔河生态旅游区划分为 4 个景区：五眼桥景区、黄杨沟景区、旺牌山景区和板寨白鹇山景区。

4.3.1 五眼桥景区

为生态旅游区的主景区和主入口，管理中心和游客接待中心设于该景区，外与荔波至广西的公路主干线相接。是一个以游览喀斯特河流峡谷、水体景观和洞穴景观为主的景区。旅游景观分为两段，下段为洞山河沿河景观组成，有青龙潭、青龙瀑布、五眼桥、洞山水碧等主要景点，上段由洞山洼地森林、神仙洞、九洞天、金狮洞等景点构成。通过游览，可让游客了解地下河出入口、喀斯特潭等水文现象的形成和特点，以及洼地森林、喀斯特洞穴发育状况和各种洞内滴石景观，流石景观的形成和奥秘。

4.3.2 黄杨沟景区

也为旅游区的一个主景区，包括水中林、螃蟹沟、拉滩瀑布、黄杨沟、瑶所古桥、甲乙田园风光、必达山寨等景点，尤以黄杨沟和拉滩瀑布景观最为突出。游览该景区可了解喀斯特河流峡谷、地表明流和地下水交替出现、水体伴生珍稀植物等各种现象的科学原理。布依山寨的民风民俗和田园风光也是游览的内容之一。

4.3.3 旺牌山景区

是一个以漏斗原始森林为主体的景区。区内的森林保持着无人干扰的原始状态，是徒步穿越喀斯特原始森林的主要路线。沿途有漏斗森林、野兰谷、叠云峰等景点。到旺牌山顶可远眺喀斯特林海。该区的森林是喀斯特森林的精华所在。有关喀斯特森林的特点和奥秘，均可在该区游览中得以认识。此外，该区中花峒一带洞穴甚多，并多与地下河道相连，纵横交错，错综复杂，可专门开辟做洞穴探险的路线。

4.3.4 板寨白鹇山景区

为板寨——白鹇山一带的区域。主要景点板寨红七军会师旧址、古战场遗址黎明关、瑶寨民族村寨、黔竹竹海、白鹇山科学观测站、高位沼泽湖白鹇湖及附近一带的原始林区。是一个进行科学考察、浏览人文景观、领略民族风情的景区。白鹇山的观测站一带已为核心区，只允许科学工作者等特殊的游客参观考察，其余人员不宜进入。

茂兰生态旅游的形式主要为科普旅游、探险旅游及夏令营等。旅游方式为徒步旅游，景区间以乘车、骑马、漂流等交通方式进行联系和沟通。旅游路线与各景区景点基本一致。游程可安排1日游和2日游。

综合考虑茂兰生态旅游区的景点数量、游览方式、环境影响敏感性等因素，分别采用面积容量法、线路容量法和卡口法对环境容量和游客容量进行测算，得出茂兰生态旅游区的日环境容量为1 890人次，游客容量为1 349人次。考虑当地的气候特征，全年可游天数按250天计，旅游区的年环境容量为47.25万人次，年游客容量为33.73万人次。为保证旅游区的生态环境质量不至于受到过多影响而下降，其年合理游客容量以不超过30万人次为宜。

5 存在问题和解决对策

经过三年多的初步开发，茂兰喀斯特森林生态旅游已具雏形。初步具备了接待游客能力，并通过生态旅游的开展，对外宣传了喀斯特森林，提高了保护区的知名度。虽然目前的直接经济效益因游客量小而尚不明显，但在带动社区群众经济发展方面已起到了积极的作用，特别是景区内的群众因参与修建旅游基础设施的劳务收入和接待游客食宿上的经济收入有了显著的增长，从旅游发展中得到了收益，群众保护资源和环境的意识也因有了经济动力而得到改变和提高。中国人与生物圈国家委员会也已把茂兰作为中国的世界生物圈保护区中开展生态旅游的示范保护区，并在技术手段、人员培训、参观考察等方面给予了指导和扶持。但是，由于各方面条件的限制，茂兰的生态旅游还存在着诸多问题，主要是：基础设施建设水平落后，与生态旅游的要求尚有差距；旅游经营管理水平较低，缺乏专业、全面的人才；资金短缺；环境教育和知识普及跟不上需要；带动社区发展的潜力尚待发挥；缺乏环境影响监测和环境质量的评价；安全保障措施尚不完善；旅游项目单调，旅游纪念品少等。

这些问题与矛盾的出现，既有政策体制上的，也有观念认识上和经营管理上的。有些已经成为制约茂兰生态旅游发展的关键性和全局性的问题。在这种情况下，重点是抓住并解决这些关键性全局性的问题，协调保护与发展相结合，避免出现大的环境问题失误，先易后难、滚动发展，逐步推进。为此，要首先抓好下列几方面工作。

——执行和完善规划制度。加强对规划实施的监督，并根据发展的变化和实施过程中反馈的信息及时调整和完善规划。

——基础设施的落后已成为制约茂兰生态旅游发展的关键性因素，而交通和通信在其中起着瓶颈的作用。必须大力改善以交通和通信为重点的基础设施建设。改善旅游区的可进入性、通行性及与外界信息沟通的条件。

——依托保护区现有的较强的科技队伍和较完善的科研基础资料,充分发挥保护区在科普教育上的优势。

——编制全面详细、完善、规范的茂兰生态旅游指南。

——加强人员培训,提高生态旅游从业人员的综合素质,使管理者既懂得生态旅游、生态学知识,又懂得旅游管理和策划、市场经济方面的知识。导游人员既懂得旅游专业知识,又懂得生态学、植物学、动物学等自然科学方面的基础知识。

——加强生态旅游的环境影响评价和环境监测,加大资金和人员投入,建立规范的环境影响评价和监测体系,及时进行监测,并将监测的结果反馈于管理和决策中。

——"结合世界自然遗产"的申报,加快茂兰生态旅游的发展速度。保护区和当地政府应抓住这一契机,大力进行茂兰生态旅游的宣传促销,使申报过程成为一个展示和宣传的过程,一个提高生态旅游的品位、档次、管理水平的过程。

6 结　　语

联合国教科文组织所倡导的生物圈保护区的概念是强调在保护的前提下为当地经济发展做贡献,为可持续发展提供示范。茂兰生态旅游的开展正是对这一概念的探索和实践。鉴于人与生物圈中国国家委员会已将茂兰作为我国的世界生物圈保护区生态旅游的示范区,茂兰保护区应抓住这一机会,按照生态旅游的理念积极实践,为我国生物圈保护区生态旅游开展积累有关体制、机制、科研、管理、经营、监测等方面的综合性经验,起典型示范的作用。并力争在5年左右将茂兰建设成为比较完善的生态旅游示范区。

THE PROBE AND PRACTICE ON ECOLOGICAL TOURISM OF KARST FOREST IN MAOLAN NATURE RESERVE

Wei Luming

(The Management Bureau of Maolan Nature Reserve)

Abstract:

This paper sums up the types and characters of ecological tourism for Karst forest in Maolan Reserve, gives the significance on exploiting the ecological tourism in Maolan Reserve, and describes the outlines of planning and design on ecolog tourism in Maolan, meanwhile analyses the existing problems on developing the ecological tourism in Maolan Reserve, and put forwards the countermeasures in future.

Key words: Nature reserve, Ecological tourism, Eco-tourism resource

参 考 文 献

马世骏主编. 现代生态学透视. 北京：科学出版社，1990，90～101

马世骏主编. 中国生态学发展战略研究. 北京：中国经济出版社，1991

马克平等. 生物群落多样性的测度方法 Ⅱ—β 多样性的测度方法. 生物多样性，1995，3(1)：38～43

马克平等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究Ⅱ丰富度、均匀度和物种多样性指数. 生态学报，1995，15(9)：268～277

孔垂华. 植物化感作用研究中应注意的问题. 应用生态学报，1998，9(3)：332～336

方炜等. 常绿阔叶林中种群在群落中地位测度指标的探讨. 生态学报，1996，16(1)：111～114

孙冰等. 白桦种群的年龄结构及其群落演替. 东北林业大学学报，1994，22(3)：43～48

孙谷畴. 亚热带季风常绿阔叶林植被恢复 Ⅰ. 原理：不同干扰林地植物光合作用对环境因子的反应. 应用生态学报，1994，5(1)：37～42

孙 阁. 森林植被对河流泥沙和水质影响综述. 水土保持学报，1988，2(3)：83～89

王伯荪等. 鼎湖山森林群落分析 Ⅴ——群落演替的线性系统与预测. 中山大学学报，1985，(4)：75～80

王伯荪. 植物群落学. 北京：高等教育出版社，1987

王献溥等. 从种群结构和生态学特点谈广西石灰岩季节性雨林的更新的管理问题. 植物学研究通报，1990，10(1)：111～117

王献溥等. 广西石灰岩地区常绿、落叶阔叶混交林的群落学特点. 东北林学院学报，1981(3)：30～47

王献溥等. 广西环江县石灰岩山地广东松林群落学特点的研究. 植物学研究通报，1989，9(3)：77～86

王正非等. 森林气象学. 北京：中国林业出版社，1985

王孝安. 马衔山林区森林植被进展演替过程中种群动态. 林业科学，1980，20(2)：212～216.

王祖望. 能量生态学——理论、方法、实践. 长春：吉林科学技术出版社，1993

王义弘等. 水曲柳的种子库及其转化条件的初步研究. 东北林业大学学报，1990，18(5)

王昱生等. 羊草种群无性系生长格局的研究. 植物生态学与地植物学学报，1992，16(3)：234～242

王昱生. 羊草种群无性系种群动态的初步研究. 生态学报，1993，13(4)：291～299

文和群等. 中国南部石灰岩稀有濒危植物名录. 广西植物，1993，13(2)：110～127

文和群等. 中国南部石灰岩濒危植物的初步研究. 广西植物,1993,13(1)
史立新. 川西米亚罗地区暗针叶林采伐迹地早期植被演替过程的研究. 植物生态学与地植物学学报, 1988,12(4):306~312
史作民等. 区域生态系统多样性评价方法. 农村生态环境,1996,12(2):1~5
史德明等. 关于侵蚀土壤退化及其机理. 土壤, 1996(3):140~146
古华民. 应用统计方法. 广州: 暨南大学出版社,1994
龙翠玲等. 喀斯特森林不同演替阶段群落的太阳辐射能特征. 贵州气象,1998,22(5):22~25
冉景丞等. 茂兰喀斯特森林降水对地下水化学影响初步研究. 西南师范大学学报(自然科学版),2001,(26):1~6
冯宗炜等. 中国森林生态系统的生物量和生产力. 北京:科学出版社,1999,8~50
华生等. 植被演替研究中的若干问题. 植物学报, 1977,19(2):147~155
陈启嫦等. 浙江次生青冈林林木层的生物量模型及其分析. 植物生态学与地植物学学报,1993,17(1):38~47
陈大珂等. 天然次生林——结构、功能、动态与经营. 哈尔滨: 东北林业大学出版社,1994
陈炳浩. 我国森林野生动植物多样性的特点和保护概况. 生态学杂志, 1995,14(4):14~47
陈炳浩. 我国森林野生动植物多样性的特点和保护概况. 生态学杂志,1993(3):39~43
陈步峰等. 热带山地雨林生态系统的水分生态效应——冠层对暴雨势能的消减、暴雨养分贮存. 生态学报, 1997,17(6):635~639
陈耀祖. 有机分析. 北京: 高等教育出版社,1981
陈孝恩等. 四川农田蜘蛛彩色图册. 成都: 四川科学技术出版社,1990
陈会明等. 我国弱蛛属(蜘蛛目:弱蛛科)2新种记述. 蛛形学报,2000,9(1):10~13
何芳良等. 生态系统演替过程的数学模型. 武汉植物研究,1988,6(2):167~172
何道泉等. 广东石灰岩地区的森林植被及其恢复问题. 热带地理,1993,13(3):213~218
何纪星等. 马尾松净光合速率初步研究 . 林业科学, 1995,31(2):104~109
何师意等. 不同岩溶环境系统的水文和生态效应研究. 地球学报, 2001,22(3):265~270
何师意等. 岩溶土壤中 CO_2 浓度、水化学观测及其与岩溶作用的关系. 中国岩溶, 1997,16(4):319~324
李承彪主编. 四川森林生态研究. 成都:四川科学技术出版社,1990
李意德. 海南岛尖峰岭热带山地雨林主要种群生态位特征研究. 林业科学研究,1994,7(1):78~85
李意德. 尖峰岭热带山地雨林主要种类能量背景值测定分析. 植物生态学报, 1996,20(1):1~10
李典谟. 生态的多样性度量. 生态学杂志, 1987,6(4):49~52
李兴东等. 浙江东部常绿阔叶林次生演替的随机过程模型. 植物生态学与地植物学学报, 1993,17(4):345~354
李军等. 野生大豆种子雨的研究. 应用生态学报, 1997, 8(4):372~376

李援越等. 喀斯特森林不同演替阶段群落的小气候特征. 山地农业生物学报,1998,17(6):364~367

李凌浩等. 武夷山甜槠林水文学效应的研究. 植物生态学报, 1997,21(5):393~402

刘庆等. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念. 生态学杂志,1995,14(3):40~45

刘庆洪. 红松阔叶林中红松种子的分布及更新. 植物生态学与地植物学学报,1988,12(2):135~141

刘玉成等. 缙云山森林次生演替中优势种群的特性与生态因子的关联度分析. 植物生态学报,1994,18(3):283~289

刘玉成等. 四川缙云山常绿阔叶林次生演替及其物种多样性的研究. 武汉植物研究,1993,11(4):327~337

刘玉成等. 缙云山常绿阔叶林次生演替优势种群动态. 植物生态学与地植物学学报,1992,16(1):26~34

刘国城. 生态系统复杂性怎样导致稳定性. 东北林业大学学报,1991,19(6):9~14

刘灿然等. 生物群落多样性的测度方法 Ⅲ. 与物种——多度分布模型有关的统计问题. 生物多样性,1995,3(3):157~169

刘济明. 喜树种子的天然扩散. 贵州农学院学报, 1997, 16(2):13~19

刘济明. 茂兰喀斯特森林中华蚊母树群落土壤种子库动态初探. 植物生态学报, 2000,24(3):366~374

刘孝义. 土壤物理及土壤改良研究法. 上海:上海科学技术出版社,1982,1~53

刘宏茂等. 西双版纳傣族“龙山”的生态学意义. 生态学杂志,1992,11(2):41~43

刘文耀. 滇中常绿阔叶林和云南松林水文作用的初步研究. 植物生态学与地植物学丛刊,1991,15(2):162~168

刘其汉等. 海南岛尖峰岭半落叶季雨林生态效应的研究Ⅲ——土壤二氧化碳的特征. 热带林业科技,1987(5):235~262

刘绍辉等. 土壤呼吸的影响因素及全球尺度下温度影响. 生态学报, 1997,17(5):469~476

刘建国主编. 当代生态学博论. 北京:科学出版社,1992

刘再华. 桂林岩溶水文地质试验场岩溶水文地球化学的研究. 中国岩溶, 1992,11(2):209~217

许兆然等. 贵州省洞杨山石灰岩山地森林植被考察初报. 生态科学,1984,(2):1~6

许兆然等. 中国石灰岩植物研究的某些问题和对策. 生态科学,1986,(2):98~102

阳含熙等. 植物生态学的数量分类方法. 北京: 科学出版社, 1981, 16~32

朱守谦等. 贵州宽阔水林区亮叶水青冈林的数量分类. 生态学杂志, 1985,4(1):6~12

朱守谦. 贵州部分森林群落物种多样性初步研究. 植物生态学与地植物学学报, 1987,11(4):286~295

朱守谦等. 茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究. 植物生态学报, 1995,19(4):358~367

朱守谦等. 茂兰喀斯特森林树种生长特点初步研究. 贵州农学院学报, 1995,14(1):55~64

朱守谦. 乌江流域防护林区划布局研究. 贵州农学院丛刊,1991, 83 ~ 84
朱守谦主编. 喀斯特森林生态研究(Ⅰ). 贵阳: 贵州科技出版社, 1993
朱守谦主编 喀斯特森林生态研究(Ⅱ). 贵阳: 贵州科技出版社, 1997
朱守谦等. 马尾松幼龄种群的年龄结构研究. 山地农业生物学报, 1999,18(5):289 ~ 295
朱守谦等. 马尾松幼龄种群的分布格局. 山地农业生物学报, 1999,18(6):364 ~ 369
朱明生. 中国动物志——蛛形纲 蜘蛛目 球蛛科. 北京: 科学出版社,1998
朱明生等. 中国动物科学研究. 北京: 中国林业出版社,1999,210 ~ 212
朱明生等. 中国泰莱蛛属一新种记述(蜘蛛目:泰莱蛛科). 动物分类学报,2002,27(1):82 ~ 84
安树青等. 宝华山主要植被类型土壤种子库初探. 植物生态学报, 1996,20(1):41 ~ 50
杜道林等. 缙云山亚热带栲树林优势种种间联结性研究. 植物生态学报,1995,19(2):147 ~ 157
杜道林等. 重庆石灰岩植被的排序及其结果解释. 生态学报, 1996,16(1):107 ~ 110
杜道林等. 茂兰喀斯特山地广东松种群结构和动态初步研究. 植物生态学报, 1996,20(2):159 ~ 166
陆阳. 广东南亚热带森林群落的格局与演替(博士论文). 1987
郎奎健等. IBM PC 系列程序集. 北京: 中国林业出版社, 1989
苏宗明等. 广西石灰岩山地封山育林效果的分析. 广西植物, 1990,10(4):343 ~ 350
苏维词等. 贵州喀斯特山地的"石漠化"及防治对策. 长江流域资源与环境,1995,4(2):177 ~ 182
邬建国. 耗散结构等级系统理论与生态系统. 应用生态学报,1992,2(2):26 ~ 31
吴宁. 贡嘎山麦吊杉群落优势种群的分布格局及相互关系. 植物生态学报,1995,19(3):270 ~ 279
吴春林. 广西热带石灰岩季节雨林分类与排序. 植物生态学与地植物学学报,1991,15(1):17 ~ 26
吴兆录等. 生物多样性保护的一个理论框架——生物最小面积概念. 生物多样性, 1996,4(1):26 ~ 31
吴兆录. 西双版纳勐养自然保护区布朗龙山传统的生态研究. 生态学杂志, 1997,16(3):45 ~ 49
吴大荣. 福建省罗卜岩自然保护区闽楠种群种子雨研究. 南京林业大学学报, 1997,21(1):56 ~ 59
吴仲民等. 尖峰岭热带森林土壤 C 储量和 CO_2 排放量的初步研究. 植物生态学报, 1997,21(5):416 ~ 423
吴至康等. 贵州鸟类志. 贵阳:贵州人民出版社, 1986
宋大祥. 中国农区蜘蛛. 北京: 农业出版社,1987
宋大祥等. 中国动物志.北京: 科学出版社,1998
肖育檀. 湖南石灰岩山青冈栎落叶树混交林的群落分析. 中南林学院学报, 1988,8(2):146 ~ 154

邹国础. 贵州土壤的发生特性及分布规律. 土壤学报, 1981,18(1):11~23
岳天祥等. 生态系统稳定性研究. 生态学报, 1991,11(4)
罗汝英编著. 森林土壤学(问题与方法). 北京:科学出版社,1983
罗鸣福. 林业试验设计方法. 北京:中国林业出版社,1984,54~74
林 鹏. 植物群落学. 上海:上海科学技术出版社, 1986
杨继稿等. 广西大青山石灰岩山地土壤理化性质的演替及其造林绿化. 林业科学,1990,26(5):402~409
杨汉奎等. 贵州茂兰喀斯特森林群落生物量研究. 生态学报,1991,11(4):307~312
杨允菲等. 松嫩平原光稃茅草无性系种群的营养繁殖特征. 应用生态学报,1997,8(6):571~574
杨允菲等. 松嫩平原盐碱植物群落种子库的比较分析. 植物生态学报,1995,19(2):144~148
杨允菲等. 松嫩平原碱化草甸野大麦的种子散布格局. 植物学报, 1994,36(8):636~644
杨允菲等. 羊草种群年龄结构及无性系繁殖对策的分析. 植物学报, 1995,36(2):147~152
杨业勤等编著. 月亮山林区科学考察集. 贵阳: 贵州民族出版社, 1994
杨维权等. 多元统计分析. 北京:高等教育出版社,1991
杨世逸等. 贵州森林立地分类与评价. 贵州农学院丛刊, 1993(1)
杨世逸等. 乌江流域水源林水保林立地分类与评价. 贵州农学院丛刊,1994(1)
杨福囤. 植物热值的意义及其测定方法. 中国草原,1982(2):63~65
杨玉坡等. 长江上游(川江)防护林研究. 北京:科学出版社,1993
周美立著. 相似学. 北京:中国科学技术出版社,1993,279~282
周政贤主编. 茂兰喀斯特森林科学考察集. 贵阳: 贵州人民出版社,1987
周政贤等. 梵净山研究. 贵阳:贵州人民出版社, 1990,183~188,480~484
周政贤等. 贵州森林. 贵阳: 贵州科技出版社, 1997,85~107
周纪伦等. 植物种群生态学. 北京:高等教育出版社,1992,96~123
周运超. 贵州喀斯特植被主要营养元素含量分析. 贵州农学院学报, 1997,16(1):11~16
张大勇等. 亚高山草甸弃耕地植物群落演替的数量研究 Ⅰ. 群落组成分析. 植物生态学与地植物学学报,1988,12(4):283~291
张大勇等. 青杆林恢复演替过程中的邻体竞争效应及邻体干扰指数的改进模型. 生态学报, 1989,9(1):53~58
张大勇等. 森林自疏过程中密度变化规律的研究. 林业科学, 1985,21(4):369~374
张邦琨等. 喀斯特森林的土壤温度变化规律. 土壤,1996(1):46~48
张华嵩. 植被恢复过程与防止水土流失效果的研究. 林业科学,1989,25(1):40~50
张祝平. 粤北石灰岩山地主要造林树种的生理生态学特性. 植物生态学与地植物学学报,1993,17(2):133~142
张家来. 应用最优分割法划分森林群落演替阶段的研究. 植物生态学与地植物学学报,1993,17(3):224~231

张全发等.典范相关分析技术在植被生态信息中的应用研究.武汉植物研究,1993,11(2):163~173

张全发等.植物群落演替与土壤发展之间的关系.武汉植物研究,1990,8(4):325~334

张全发等.湖北宜昌大老岭桦、栎、栗类林演替研究.植物生态学与地植物学学报,1990,14(2):110~119

张金屯.植被数量生态学方法.北京:中国科学技术出版社,1995,44~78

张志良.植物生理学实验指导(第二版).北京:高等教育出版社,1990,45~48

张志权.土壤种子库.生态学杂志,1996,15(6):36~42

张宏达.植被地理问题初析.西南师范学院学报.中国亚热带研究专辑(一),1984,1~8

张华海等.贵州野生珍贵植物资源.北京:中国林业出版社,2000,87~91

张俊霞等.贵州肥腹蛛属3新种记述(蜘蛛目:球蛛科).河北大学学报(自然科学版),2001,21(3):305~309

尚玉昌等.普通生态学(上册).北京:北京大学出版社,1992,275~281

郑元润.大青沟森林群落演替预测研究.林业科学,1999,35(2):21~25

郑乐平.岩溶地区山地森林土壤 CO_2 的同位素组成研究.中国岩溶,1998,17(4):325~330

郑作新.中国鸟类分布目录(第二版).北京:科学出版社,1976

高保嘉等.封山育林对植物群落结构及多样性的影响.北京林业大学学报,1992,14(2):146~53

胡舜士等.广西阳朔石灰岩地区季节性雨林的群落学特点.东北林学院学报,1980(4):11~26

胡舜士等.广西阳朔石灰岩山地乌冈栎林的主要类型及其合理利用的方向.植物研究,1983,3(3):131~147

胡舜士等.广西阳朔石灰岩山地乌冈栎的群落学特点及其在植被分类中的位置.植物学报,1982,24(3):264~272

胡金林.中国农林蜘蛛.天津:天津科学技术出版社,1984

骆林川等.琅琊山森林群落演替预测.南京林业大学学报,1989,13(1):1~8

奚为民等.四川缙云山森林群落林窗边缘效应的研究.植物生态学与地植物学学报,1993,17(3):232~242

祝 宁.生境及多样性的测定.东北林学院学报,1982,(1):134~141

祝宁等.刺五加生殖生态的研究(Ⅱ)——种子扩散、种子库及更新.东北林业大学学报,1992,20(5):12~17

祝宁等.刺五加生殖生态的研究(Ⅲ)——根茎分布、能量分配及干扰对无性系小株发生的影响.东北林业大学学报,1993,21(5):35~39

祝宁主编.植物种群生态学研究现状与进展.哈尔滨:黑龙江科学技术出版社,1994

赵松岭等.植物群落演替的线性与非线性系统及数字预测.生态学报,1981,1(3):235~240

赵志模等.群落生态学原理与方法.重庆:科学技术文献出版社重庆分社,1990,134~136

赵景柱等. 生态系统优势种演替模型的定量分析. 生态学报, 1992,12(2):113~118
钟章成主编. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988,253~266
钟章成主编. 常绿阔叶林生态系统研究. 重庆: 西南师范大学出版社. 1992
钟章成. 植物种群的繁殖对策. 生态学杂志,1995,14(1):37~42
钟章成. 我国植物种群生态研究的成就与展望. 生态学杂志,1992,11(2):4~8
钟祥浩等. 长江上游环境特征与防护林体系建设(乌江流域). 成都:四川科学技术出版社,1992
姜启源. 数学模型(第二版). 北京:高等教育出版社,1993,305~335
郭魁士. 广西石灰岩区土壤之初步观察. 土壤,1940,1(4):32~47
祖元刚. 能量生态学引论. 长春. 吉林科学技术出版社,1990
祖元刚等. 植物热值测定中的若干技术问题. 生态学杂志,1986,5(4)
贺金生. 神农架地区米心水青冈萌枝过程的研究. 植物生态学报,1998,22(5):386~391
侯学煜. 贵州盘县之植物组合与土壤之初步观察. 土壤,1946,5(1):53~61
侯学煜. 贵州省南部植物群落. 植物学报,1952,1(2):65~106
侯学煜. 中国植被地理及优势植物化学成分. 北京:科学出版社,1982, 95~96
班 勇. 植物生活史对策的进化. 生态学杂志,1995,14(3):33~39
班 勇. 土壤种子库的结构与动态. 生态学杂志,1995,14(6):42~47
唐守正编著. 多元统计分析. 北京:中国林业出版社,1986
徐樵利. 中国南方石灰岩荒山开发利用新探. 自然资源学报,1993,8(2):115~121
徐汝梅. 昆虫种群生态学. 北京: 北京师范大学出版社,1987,8~34
徐化成. 中国红松天然林. 北京: 中国林业出版社,2001,123~130
徐化成. 大兴安岭北部兴安落叶松种子在土壤中分布及其种子库的持续性. 植物生态学报, 1996,20(1):28~34
袁道先主编. 岩溶与人类生存、环境、资源和灾害. 桂林:广西师范大学出版社,1996,82~90
袁道先. 论岩溶环境系统. 中国岩溶,1988,7(3):179~186
浦汉昕等. 贵州省区域生态系统特征分析. 生态学报,1988,8(4):298~303
殷寿华等. 望天树种子散布、萌发及其种群龄级配置的关系研究. 云南植物研究,1990,12(4):415~420
曹建华等. 广西弄岗自然保护区碳酸盐岩岩面内生地衣保水性岩溶意义. 地球学报,1995,16(4):419~431
崔启武等. 生物种群增长的营养动力学. 北京: 科学出版社,1991
黄建辉等. 生物多样性和生态系统稳定性. 生物多样性,1995,3(1):31~37
黄建辉等. 北京东灵地区森林植被的物种多样性分析. 植物学报,1994,36(增刊):178~186
黄威廉等. 贵州植被. 贵阳:贵州人民出版社,1988,296~312
黄忠良等. 南亚热带森林不同演替阶段土壤种子库的初步研究. 热带亚热带植物学报,1996,4(4):42~49

黄忠良等. 南亚热带季风常绿阔叶林水文功能及其养分动态的研究. 植物生态学报, 2000, 24(2):157 ~ 161

蒋有绪. 世界森林生态系统结构与功能的研究综述. 林业科学研究, 1995, 8(3):314 ~ 321

蒋有绪等. 关于区域生物多样性保护研究的若干问题. 自然资源学报, 1993, 8(4):289 ~ 298

蒋高明. 植物暗呼吸作用对大气 CO_2 浓度升高的效应. 植物资源与环境, 1997, 6(3):54 ~ 60

梁士楚. 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群动态研究. 生态学报, 1992, 12(1):53 ~ 60

梁士楚. 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群结构和动态初探. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16(2):108 ~ 117

梁士楚. 黔灵山云贵鹅耳枥群落乔木优势种群分布格局初探. 生态学杂志, 1991, 10(6):1 ~ 6

梁士楚. 云贵鹅耳枥群落乔木种群生态位初探. 广西植物, 1994, 14(3):227 ~ 230

梁士楚. 云贵鹅耳枥群落演替中乔木树种种间协变的研究. 广西植物, 1995, 15(4):335 ~ 339.

梁 伟. 贵州雷公山亦有白颈长尾雉分布. 动物学杂志, 1995, 30(1):49 ~ 50

盛炜彤主编. 人工林地力衰退研究. 北京:中国科学技术出版社, 1992

喻理飞. 退化喀斯特森林自然恢复的生态学过程研究(博士学位论文). 1998

喻理飞等. 乌江流域不同植被—土壤系统涵养水源功能研究. 贵州农学院丛刊, 1991, 总17集:36 ~ 52

董 鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长:觅食行为. 植物学报, 1996, 38(10): 825 ~ 835

彭少麟. 广东南亚热带森林群落的生态优势度. 生态学报, 1987, 7(1):36 ~ 42

彭少麟. 森林群落动态学的理论与应用(博士论文). 1989

彭少麟. 南亚热带森林演替过程生物量和生产力动态特征. 生态科学, 1995(2):1 ~ 8

彭少麟. 广东南亚热带部分森林群落排序分析. 武汉植物研究, 1988, 6(1):37 ~ 44

彭少麟. 森林群落物种多样性变因及与生态效益和经济效益的关系. 生态学杂志, 1987, 6(3):35 ~ 38

彭少麟. 鼎湖山森林群落分析 Ⅰ. 物种多样性. 生态科学, 1983(1):9 ~ 17

彭少麟. 广东亚热带森林群落物种多样性. 生态科学, 1983(2):98 ~ 104

彭少麟. 广州白云山次生常绿阔叶林的群落结构动态. 应用与环境生物学报, 1996, 2(1):22 ~ 28

彭少麟. 南亚热带森林群落动态学. 北京:科学出版社, 1996, 84 ~ 99

彭德纯等. 拟生造林. 长沙. 湖南科学技术出版社, 1994

彭贤锦等. 中国跳蛛. 长沙:湖南师范大学出版社, 1993

屠玉麟. 贵州喀斯特森林的初步研究. 中国岩溶, 1989, 8(4):282 ~ 290

屠玉麟. 贵州喀斯特农业生态环境的类型划分. 中国岩溶, 1991, 10(2):127 ~ 136

谢晋阳等. 暖温带落叶阔叶林物种多样性特征. 生态学报, 1994, 14(4):337 ~ 344

鲁长虎等. 食干果鸟对种子传播的作用. 生态学杂志, 1997, 16(5):43 ~ 46

蔡云龙．贵州省自然区划与区域开发．地理学报，1990，45(1)：41～55

蔡桂鸿．南方岩溶农业生态环境初步探讨．中国岩溶，1988，7(1)：1～8

黎云祥等．植物种群生态学中的构件理论．生态学杂志，1995，14(6)：35～41

熊文愈等．植物群落演替研究概述．生态学进展，1989，6(4)：229～235

熊文愈等．琅琊山森林群落演替及其经营利用．南京林业大学学报，1989，13(3)：1～8

熊利民等．亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤种子库的初步研究．植物生态学与地植物学学报，1992，16(3)：249～257

熊利民等．四川缙云山森林群落的同期发生演替及其模型预测．生态学报，1991，11(1)：49～53

樊后保等．蒙古栎种群空间分布格局及其动态研究．福建林学院学报，1994，14(2)：100～103

潘开文等．用马尔可夫模型预测马尾松低效林改造恢复过程．应用与环境生物学报，1996，2(1)：29～35

潘根兴等．土壤碳及其地球表层系统碳循环中的意义．第四纪研究，2000，20(4)：325～334

潘根兴等．湿润亚热带峰丛洼地岩溶土壤系统中碳分布及其转移．应用生态学报，2000，11(1)69～72

中国生物多样性国情研究报告编写组．中国生物多样性国情研究报告．北京：中国环境科学出版社，1997，367～379

国家自然科学基金委员会．自然科学学科发展战略调研报告——生态学．北京：科学出版社，1997

国家自然科学基金委员会．自然科学学科发展战略调研报告——林学．北京：科学出版社，1996

林业部科技司编．中国森林生态系统定位研究．哈尔滨．东北林业大学出版社，1994

中国森林生态系统结构与功能规律研究项目组编．森林生态系统定位观察提纲及数据库设计．北京：科学出版社，1993

贵州省土壤普查办公室．贵州省土壤．贵阳：贵州科技出版社，1991，309～320

中静 透等．自然干扰的森林群落的稳定性．宋凤兰译．生态学进展，1988.5(1)：56～63

Allessioleek, M., Parker, V. T. & Simpson, R. L., Ecology of soil seed banks. Academic Press Inc. 1989, 1～21

Anne E. Magurran, Ecological diversity and its measurement, 1988, Princeton University Press

B.斯拉维克著．植物与水分关系研究法．张崇浩等译．北京：科学出版社，1986

Bernd Blossey and Rolf Norzold, Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis, Journal of Ecology, 1995, 83: 887～889

Bigwood D.C. & D.W. Inouye. Spatial pattern analysis of seed bank: an improved method and optimized sampling. Ecology. 1988

Bruce D. Campbell And J. Philip Grime, An experimental test of plant strategy theory, Ecology, 1992, 73(1)

Bruce Mccune And Grant Cottam, The successional status of a southern wisconsin oak woods, Ecology,1985,66(4):1270 ~ 1278

Charles B. Halpern, Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. Ecology, 1988, 69(6):1648 ~ 1659

Christer Nilsson and Gunnel Grelsson, The fragility of ecosystems a review, Journal of Applied Ecology,1995,32:677 ~ 692

Cheis J. Peterson and Edwin R. Squiers, Competition and succession in an aspen – white – pine forest, Journal of Ecology,1995,83: 449 ~ 457

Coffin, D. P. & Lauenroth, W. K., Spatial and temporal variation in the seed bank of a semiaried grassland. Amer. J. Bot. 1989,76(1), 53 ~ 58

C. pielou. 重建植被的多样性及其组成评价.生态学进展,1988,5(3):191 ~ 197

Darrel C. West, H.H. Shagart, D. B. Botkin, Forest Succession Concepts and Application. Springer-verlag New York,1981,230 ~ 244

Darrell C. West, etc, Forest succession-concepts and application ,1981, by spring – verlag New York, Inc

Deborah E. Goldberg, Neiborhood competition in an old-field plant community, Ecology, 1987, 68 (5):1211 ~ 1223

David M. Wood and Roger Del Moral, Mechanisms of early primary succession in sub-alpine habitats on mount at Helens. Ecology 1987,68(4):780 ~ 790

Deborah E. goldberg, Disturbance regimes of mid successional old fields, Ecology, 1988, 69(6): 1677 ~ 1688

D .C. Tremmel and F. A. bazzaz Plant architecture and allocation in different neighborhoods: Implications for competitive success. Ecology ,1995,76(1): 262 ~ 271

Delacour. The Pheasants of the world. zrd ed, SAIGA Publ. co. LTD.

Denslow J,S. Seed rain to tree – fall gaps in a Neo-tropical rain forest. Canadian Journal of forest Research. 1990

D. Muller-Dombois H. Ellenberg 植被生态学的目的和方法.(鲍显诚等译).北京:科学出版社, 1986

Douglas w. morris Ecological scale and habitat use ,Ecology,1987,68 (2):362 ~ 369.

Douglas W. Bigwood and David W. Inouye, Spatial pattern analysis of seed banks: An improved method and optimized sampling. Ecology,1988,69(2):497 ~ 507

F.H.鲍尔曼等.森林生态系统格局与过程.李景文译.北京:科学出版社,1985

Fenner M. Seed Ecology, Chapmanad Hall press, New York, 1985

Gerald E. Lang and Dennis H. Knight. Tree growth, Mortality, recruitment ,and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest,Ecology,1983,64(5):1075 ~ 1080

Guadalupe W.L. Soil Seed Bank in Four Lower Montane Forests of Mexico Journal of Tropical Ecology, 1993(9):321 ~ 337

Harper J.L. Population biology of plants. London and New York, Academic Press, 1977.

Hall J. B. & M. D. Swaine. Seed stocks in Chanainan forest soils. Biotropica, 1980.

Horo Forest Succession, Scientific American. 1975 ,235(5)

Houghton R. A., Hobbie J. E., Melillo J. M. et al. Change in carbon content of terrestrial biota and soils between 1860 and 1980: A net release of CO_2 to the atmosphere. Ecological Monograph, 1983 (53)

Houle, C. The soil seed bank of granite outcrop plant communities. Oikos, 1988, 52: 87 ~ 93

J. A. Antos and R. C. Shearer Vegetation Development on Disturbed Grand Fir Sites Swan Valley Northwestern Mantana. 8 ~ 18. USDA Forest Scervice Research Paper1980, INT-251

Jhon A. 拉德维格, James F. 蓝诺兹. 统计生态学——方法和计算入门. 李育中等译. 呼和浩特:内蒙古大学出版社, 1991, 94 ~ 100

J. R. Etherington, Limestone heaths in south – west britain: Their soils and the maintenance of their calcicde – calcifuge mixtures , Journal of Ecology, 1981, 69: 277 ~ 294

J. P. Cancela Da Fonseca, Ecological diversity and ecological systems complesity Local or global approach? Rev. Eco. Biol. sol, 1991, 28(1): 51 ~ 66

Kenneth M. Klemow and Dudley J. Raynal, Population Ecology of Melilotus Alba in a limestone quarry . Journal of Ecology, 1981, 69: 33 ~ 44

King, D. F. (ed). Endangered Birds of Birds of world. The ICBP Red Data Book., Smiethson Instit. Press, Wash, D. 1981

Lamont B. B. Seed bank and population dynamics of Banksian cuneate: the role of time, fire and moisture. Botanical Gazette. 1991

Laurence D. Mueller and Lee Altenberg, Statistical inference on measures of niche overlap, Ecology, 1985, 66(4): 1204 ~ 1210

Lawrence R. Walker, The role of life history processes in primary succession on an alaskan flood plain. Ecology, 1986, 67(5): 1243 ~ 1253

Lawrence R. Walker and F. stuart Chapin, Physiological controls over seedling growth in primary succession on an alaskan floodplain, Ecology , 1986, 67(6): 1508 ~ 1523

Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of the Entomological Society of America., 1969 , 15: 237 ~ 240

Major J. & W. J. Pyott. Buried, Viable seed in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora vegetation. 1966

Michael A. huston, Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes, 1994, Cambridge University Press

Michael F. Seed ecology. London and New York: Chapman and Hall. 1985, 57 ~ 116

Michael J. Crawley, Plant Ecology, 1986, Blackwell scientific Publications

Ming sheng Zhu, Junxia Zhang , Huiming Chen. A new species of the Genus Wendilgarda from China (Araneae : Theridiosomatidae). Acta Zoologica Taiwanica, 2001, 12(1): 1 ~ 7

Nakagoshi N. Ecological studies on the buried viable seed population in soil of the forest communities of Miyajima Island, Southwestern Japan Ⅱ. Hikobia, 1984, 9: 109 ~ 122

Peter A. Abrams ,Resource productivity——consumer species diversity, simple models of competition in spatially heterogeneous environments . Ecology, 1988, 69(5): 1418 ~ 1433

Pedro Francisco Q. A. Soil seed bank and regeneration of tropical rain forest from Milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas. Mexico Biotropica. 1996

Ponelan Distribution of Buried Viable Seeds Along a Successional Series Biological Conservation 1980, 17: 297 ~ 311

R.H.惠特克. 植物群落排序.王伯荪译. 北京: 科学出版社, 1985, 34 ~ 54

R.H.惠特克. 植物群落分类.周纪伦译. 北京: 科学出版社, 1985, 55 ~ 81

Richard Law, A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size. Ecology, 1983, 64(2): 224 ~ 230

Richard T. Busing, Disturbance and the population dynamics of liriodendron tulipifer a: simulations with a spatial model of forest succession, Journal of Ecology, 1995, 83: 45 ~ 53

Richard B. Primack. 保护生物学概论.祁承经主译. 长沙: 湖南科学技术出版社, 1996

Robert O. Lawton, Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest, Ecology, 1988, 69(3): 764 ~ 777

R.M.梅等.理论生态学.孙儒泳等译.北京: 科学出版社, 1982

Samuel M. Scheiner, Measuring Pattern Diversity, Ecology, 1992, 73(5): 1860 ~ 1867

Sands R. Physical, Changes of Sandy Soils Planted to Radiate Pine. In R. Ballard and S. P. Gessel (eds). IUFRO Symposium on Forest Site and Continuous Productivity. Portland, Oregon, 1983

Schmid B. Clonal growth in grassland perennials, Ⅱ. Growth forms and fine scale colonizing ability J. Ecol. 1985 ,73: 808 ~ 818

S.H斯波尔, B.V巴恩斯. 森林生态学.赵克绳译. 北京: 中国林业出版社, 1973, 224 ~ 254

Silvertown J. W. Introduction to plant population ecology. London and New york, Longman. 1982

Tans P. P., Fung I. Y. and Takahashi T., Observational constraints on the glodbal atmospheric CO_2 budget. Science, 1990, 247, 431 ~ 1438

T.E. Miller and P. A. Werner, Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community, 1987 ,68(1): 1201 ~ 1210

Thompson K. &J. P. Grime Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats Journal of Ecology. 1979

Vander Valk et al. The role of seed banks in the regetation dynamics of prairie glacial marshes. Ecology. 1978

Whipple S. A. The relationship of buried, greminating seeds to vegetation in an old – growth Colorado sub-alpine forest. Lan. J. Bot. 1978

White J. The plant as a meta-population. Ann. rev. Ecol. Syst. 10: 109 ~ 145

Whitmore T. C. Secondary succession from seed in tropical rian forest. Forestry Abstracts. 1983

W. L. strong and G. H. LaRol Rooting depths and successional development of selected boreal forest communities. Can. J. For. Res. 1983(13)577 ~ 588

W.拉夏埃尔著.植物生理生态学.李博等译.北京:科学出版社,1985

Xin-ping Wang, Jin cheng Ran, Hui ming Chen. A new species of mallinella from China (Araneae, Zodariidae). Bull Br Arachnol soc, 1999, 11(5): 193 ~ 194

Xing ping Wang, Jin cheng Ran. A new cave spider of the genus telema (Araneae: Telemidae) from China. Acta Zoologica Taiwanica, 1998, 9(2): 93 ~ 96

Yaginuma T. Spiders of Japan in color. Osaka, Japan. 1986